Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Fünfundvierzigster Band.

Neue Folge, Achtunddreissigster Band.

Mit 49 Tafeln und 108 Abbildungen im Texte.

SEMPER BONIS ARTIBVS

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1909.

Inhalt.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT
ZU JENA

FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, ACHTUNDDREISSIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 25 TAFELN UND 31 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 40 MARK

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 10. Juni 1909.

Zur Kenntnis der intrauterinen Entwickelung von Salamandra atra.

Von

Heinrich Hirzel aus Bubikon.

Hierzu Tafel 1—3.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Zürich ausgeführt, und zwar in der Zeit vom Herbst 1906 bis Herbst 1908. Sie zerfällt in zwei Hauptteile: in makroskopische Untersuchungen der Muttertiere, ihrer Ovarien, Ovidukte und Uteri, und in mikroskopische Untersuchungen von Schnittserien durch Uteri trächtiger Weibchen und durch Embryonen. Es kommt vor allem ein Embryo in Betracht, der durch auffällige Abweichungen von der Normalform als abortiv gekennzeichnet ist. Der Umstand, daß in Arbeiten ähnlichen Inhalts die Frage betreffend des Vorkommens und der Verbreitung der Salamandra atra aufgeworfen wurde, veranlaßt mich, den makroskopischen Untersuchungen einen Abschnitt vorauszuschicken, um zur Klärung dieser nicht nebensächlichen Frage einen bescheidenen Beitrag zu liefern als Ergebnis mannigfaltiger Beobachtungen und Erfahrungen bei Alpenwanderungen.

I. Ueber Vorkommen und Verbreitung von Salamandra atra Laur.

Es kann sich nicht darum handeln, alle Fundorte und ihre Höhenlage anzugeben, des weiteren auszuführen, daß sich für mich das Glarnerland und die Schwyzeralpen, und zwar speziell die Höhenlage zwischen 1000 und 1400 m über Meer als recht ausgiebig erwiesen, daß ich als untere Grenze 800 m, als obere 2100 m fand, sondern es sei etwas einläßlicher die Frage erörtert: Wie

ist es möglich, daß sich Salam. atra mit der gegenüber seinen Verwandten ganz schwachen Vermehrung trotz der ungünstigen biologischen Bedingungen (Neuschnee und Fröste, Rüfenen, Hochwasser und Schwemmungen u. s. f.) in so starken Kolonien erhalten kann, ja ungefähr gleich zahlreich vertreten zu sein scheint, wie Salamandra maculosa mit ihren 40—50 Embryonen pro Wurf? Sehen wir uns in der Literatur um, so haben wir zwei Autoren in Berücksichtigung zu ziehen. Marie de Chauvin (13)[1]), die das Tier in der Natur mit all seinen Schlupfwinkeln aufs beste beobachtet hat, führt hierfür drei Gründe an:

1) die volle intrauterine Entwickelung von Salam. atra bis zur Ausrüstung mit den als Waffe dienenden Hautdrüsen;

2) das nach der Geburt unmittelbar folgende Verbergen der auf dem festen Lande geborenen Alpensalamander, während die Salam.-maculosa-Embryonen im Wasser „den Verfolgungen von Fischen und selbst der Raubgier der älteren Larven ihres Geschlechts" ausgesetzt sind;

3) die nach Zahl und Mannigfaltigkeit weit geringere Fauna in den Alpenregionen und somit die kleinere Zahl von den Sal. atra feindlichen Tieren.

Kammerer (27) gibt M. de Chauvin in ihrem ersten und dritten Punkte Recht, bestreitet aber den zweiten bezüglich Salam. maculosa. Für Salam. atra gibt er dann als weiteren Grund an das Fehlen von Wanderungen, die Beschränktheit der Kolonie auf ein kleines Gebiet infolge Abschließung des Wohnbezirkes durch unwirtliches Terrain oder Hindernisse in Gestalt tiefer Täler. Nach meiner Ansicht schlägt Kammerer diesen Grund zu hoch an; denn wenigstens in den mir wohlbekannten Glarner- und Schwyzeralpen finden sich allüberall ausgedehnte Alpenweiden, und sind sie von Tobeln durchschnitten, so bieten nach meiner Erfahrung gerade diese Tobel mit ihren steinigen Hängen, befeuchtet von dem talwärts rieselnden Wasser, meist ausgiebige Fundstellen für Salam. atra. Inwiefern Kammerer Recht hat, wenn er als weiteren Grund den in niederen Lagen nicht mehr schroffen Unterschied in der Fortpflanzungsweise der beiden Salamanderarten anführt, dies zu beurteilen überlasse ich dem Leser, indem ich

---

1) Die Ziffern in ( ) beziehen sich auf das Literaturverzeichnis (Abschnitt IX dieser Arbeit).

auf die Befunde aus meinen Serien, Abschnitt über makroskopische Untersuchungen, verweise.

Geht aber auch M. DE CHAUVIN nicht fehl mit ihrem unter Ziffer 3 angeführten Grunde? Wenn die Zahl und Mannigfaltigkeit der Vertreter der Fauna in den Alpenregionen eine geringe ist, so entspricht der kleinen Zahl der Salamanderfeinde eine ebensolche der nahrungbietenden Arten bezw. Individuen; die einzelne Art, in unserem Falle Salam. atra, wird also dementsprechend mehr unter den Verfolgungen zu leiden haben: die Abnahme der Feindesmenge wird kompensiert durch die zunehmende Konzentration der Verfolgungen auf die einzelne Art. Ich muß daher diesen dritten Grund von M. DE CHAUVIN als nicht stichhaltig zurückweisen.

Eine wichtige Tatsache zur Beantwortung unserer Frage haben beide Autoren übersehen: das Verhalten des Menschen diesem Tiere gegenüber. Obwohl die Aelpler keine Gelegenheit des Geldverdienens unbenützt vorbeigehen lassen, begegnete es mir doch in den weitaus meisten Fällen, daß man die Zumutung, gegen angemessene Entschädigung „Mollern“ einzufangen resp. aufzulesen, rundweg von der Hand wies mit der Bemerkung, mit solch giftigen Tieren nichts schaffen zu wollen. Der Versuch, die schulpflichtige Jungmannschaft zur Mithilfe heranzuziehen, scheiterte ebenfalls mit einer einzigen Ausnahme; erhielt ich doch auf eine schriftliche Anfrage hin von dem Lehrer einer größeren Schulgemeinde des Kantons Glarus die Antwort, trotz der günstigen Offerte wären keine Knaben zu bewegen, die gewünschten Tiere von dem ohne irgendwelche Gefahr zugänglichen Orte zu liefern. Der Versuch der Aufklärung und Belehrung prallte wiederholt ab an der Bemerkung, es stehe schon in uralten Büchern geschrieben, wie schädlich das Gift der „Regenmollere“ sei. Ob wohl den Leuten die schrecklichen Angaben in CD. GESSNERS „Thierbuch“ aus dem Jahre 1556 überliefert wurden, wo wir p. 164 von dem „gifft der Thieren“ lesen: „Zeichen(,) dardurch man erkennt die(,) so von solchen thieren geschediget worden, sind entzündung oder hitz der zungen(,) also(,) das der selbig mensch nicht reden mag(,) der verstand wirt auch verletzt . . . .“

Und gerade dieser eingefleischte Abscheu ist es wohl, der ganz wesentlich dazu beiträgt, daß das Tier vor den nicht selten zum Aussterben führenden Verfolgungen durch den Menschen gesichert ist.

II. Rückblick auf die Erforschung der Entwickelung von Salamandra atra.

Durchgehen wir die Literatur, so fällt uns immer und immer wieder auf, wie häufig Salam. maculosa, wie spärlich dagegen Salam. atra das Objekt von Untersuchungen oder Vergleichungen war. Dies hängt wohl mit dem Umstande zusammen, daß Salam. maculosa als Tier der Niederungen, wenn mir dieser Ausdruck erlaubt ist, bedeutend leichter zu bekommen ist als die die weniger leicht zugänglichen Berg- und Alpenregionen bewohnende Salam. atra, die zu ihrem Sammeln Wetter erheischt, das nicht zu Alpenwanderungen lockt. Mit Recht schreibt Czermak (14): „Die Gelegenheit, diese Tiere in großer Zahl beobachten und untersuchen zu können, mangelt den meisten Naturforschern", wenn auch Bergtouren heute etwas Gewöhnlicheres sind als vor 60 Jahren.

Eingedenk des diesem Abschnitt vorgesetzten Titels beschränken wir uns auf diejenige Literatur, die uns Aufschluß gibt über die Entwickelung und Fortpflanzung des Alpensalamanders und die damit zusammenhängenden Fragen, wie Verwandtschaftsbeziehungen zu Salam. maculosa.

Daß zwischen den beiden Salamandra-Arten früher kein Unterschied gemacht wurde, sagt uns das schon erwähnte Gessnersche „Thierbuch", wo wir als Schluß einer Beschreibung von Salam. maculosa, die „gantz scheützlich anzuschawen" ist, lesen: „Wiewol solche auch auff den Alpen gantz braun gesehen werden." Der einzig bekannte Unterschied zwischen beiden Arten war damals also nur die Färbung; schreibt doch Gessner bezüglich ihrer Vermehrung: „. . . mehren sich sunst auch nach ihrer art und geschlechten, geberen lebendige jungen, jedoch so emphahen sie vor in ihnen selbst eyer."

1818 hat Perrot (35) eine Generation „de la Salamandre terrestre" (maculosa) aufgezogen und macht als erster auf den Unterschied der beiden Arten bezüglich ihrer Fortpflanzung aufmerksam; er sagt: „Il parait d'après Monsieur de Montreux que la Salamandre noire des Alpes met au jour une Salamandre parfaite, mais qu'elle ne porte qu'un petit à la fois; notre Salamandre terrestre a rejetté soit dans l'eau pure soit dans l'esprit de vin ou elle fut ensuite placée 30 tétards tous sensiblement au même degré de développement, et qui certainement n'auraient pu atteindre tous à la fois dans le ventre de leur mère les dimensions que plusieurs d'entr'eux atteignirent avant de perdre leurs branchies."

Einen Monat später, den 1. Januar 1819, erschien dann in der gleichen Zeitschrift auf die von PERROT aufgestellte Frage, wie die Erdsalamander befruchtet werden, eine kleine Arbeit, betitelt: Ueber die Entwickelung der beiden Arten von Erdsalamandern zur Beantwortung der von Herrn PERROT aufgeworfenen Fragen aus einem Brief des Herrn v. SCHREIBERS, Director des Kaiserl. Königl. Naturalien-Kabinets in Wien an den Redactor. Wien den 24. Aug. 1814.

v. SCHREIBERS hat „wohl bei hundert trächtige Weibchen in verschiedenen Perioden anatomiert und immer nur zwey Junge[1]), diese aber sehr groß, meist über $1^1/_2$ Zoll, nämlich in jedem Oviductus eines — wenn nicht zufällig eines schon abgesetzt war — gefunden". Er beschreibt dann die Embryonen, die er „Gyrini" nennt, mit ihren „außerordentlich großen und sehr schönen rosenrothen Branchien, die gegen das Kohlschwarze des Körpers sehr schön abstechen", und geht dann über zur Fortpflanzung von Salam. maculosa mit ihren 30—40, „meist 42 lebenden Jungen".

1833 tritt dann v. SCHREIBERS (40) näher ein auf die Entwickelung von Salam. atra. Wenn ich hier v. SCHREIBERS, dem „gelehrten, trefflichen Naturforscher", als welcher er in einer Fußnote der genannten Zeitschrift gekennzeichnet wird, sowie in der Folge dem einen oder anderen Autor ausführlicher das Wort lasse, so darf ich später bei Betrachtung meiner Befunde die normale Entwickelung des Alpensalamanders als bekannt voraussetzen und mich etwas kürzer fassen, um das Hauptgewicht zu verlegen auf die abnormalen Vorgänge in der Entwickelung dieses Tieres. v. SCHREIBERS führt aus: „Der schwarze Erdsalamander gebiert nun ebenfalls (wie der gefleckte) lebende und schon vollkommen ausgebildete Junge, aber deren nie mehr als 2 von einer Brut; denn, obgleich die Eierstöcke des Weibchens verhältnismäßig ebenso groß und gehaltreich sind und auch ebenso viele Eier auf einmal in die Eiergänge gelangen wie beim gefleckten, so bildet sich doch in jedem Eiergange immer nur eines aus und der Embryo entwickelt sich in demselben zwar auf eine ähnliche Weise, aber strengsten Sinnes auf Kosten seiner Geschwister, indem die übrigen Eier allmählich in eine gemeinschaftliche Dottermasse zusammenfließen, die ihn einschließt, bis er seine Eihülle sprengt und sich frei in derselben bewegen kann. 20 und mehr Eier sind nun in jedem Eiergange unbefruchtet oder bleiben wenigstens unentwickelt

1) Original gesperrt gedruckt.

und dienen als eine gleichförmige, zähflüssige Masse dem auszubildenden Fötus zum Medio seines Aufenthaltes und zuletzt selbst unmittelbar zu seiner Nahrung; denn zur Zeit seiner Geburt ist der Vorrat jener Masse immer rein aufgezehrt, und zwar nicht bloß mit dem Nabelbläschen eingezogen, sondern er hat oft selbst den Mund noch voll vom letzten Reste. Der einzelne Fötus erhält hier nicht nur seine vollkommene Ausbildung, sondern wächst bis 20—22 Linien an, füllt das hintere Ende des nicht gekrümmten Eierganges aus. Die Kiemen verschwinden schon im Mutterleibe, so daß das Junge schon vollkommen ausgebildet als pullus perfectus das Licht der Welt erblickt, an dem kaum mehr Spuren von den Kiemen in Gestalt kleiner Kröpfchen oder Knötchen, oft auch diese nicht mehr und keine Spur mehr von den Kiemenöffnungen zu bemerken sind. Es kann vorkommen, daß das eine Junge vollkommen als pullus ausgebildet und zur Geburt reif ist, ja auch schon geboren wird, während das andere in einem mehr oder weniger hohen Grad der Evolution als gyrinus noch in der Dottermasse eingehüllt ist und erst nach Verlauf von mehreren Tagen, ja Wochen, zur Geburt reif ist; eine Verschiedenheit, die wohl höchstwahrscheinlich durch das spätere zufällige Absterben oder verhinderte Entwickeln des ursprünglich vorgereiften Eies in den früheren Stadien der Evolution und durch das Eintreten eines anderen minder vorgerückten an dessen Stelle veranlaßt wird, wie ich denn auch nicht selten in einem und demselben Eiergange zwei auch drei in verschiedenem Grade entwickelte und größere Eier fand, indes alle übrigen mehr oder weniger verdrückt und verunstaltet oder zum Teil gar schon zusammengeflossen waren.“ Kopf, Rumpf und Schwanz bilden sich zuerst und geben, gleichsam wie durch ein graues Pigment im Dotter, das Bild oder den Hauptumriß des künftigen Tieres zu erkennen; dann zeigen sich erst Spuren der Kiemen, die sich allmählich weiter ausbilden, vergrößern und verästeln; später erscheinen die Vorderfüße, anfangs als Stümpfchen, dann gespalten, subdidactyli, dann zweimal gespalten, subtridactyli, endlich vierzehig, dann gelenkig werdend. Die Hinterfüße erscheinen als Stümpfchen erst dann, wenn die Vorderfüße fast zwei- oder dreizehig sind, werden vierzehig, wenn die vorderen schon vollkommen ausgebildet sind, und weit später erst fünfzehig und dann gelenkig. Als etwas Rätselhaftes stellt v. Schreibers die Befruchtung dar, die er als innere deutet und eher in die Eierstöcke hinauf als nur in die Eiergänge verlegt.

1840 bringt VAN DER HOEVEN (24) „Quelques observations sur la Salamandre noire des Alpes“, begleitet von einer Anzahl Figuren, darunter einen ziemlich erwachsenen Embryo von Salam. atra. Des weiteren sind seine Angaben für uns nicht von Belang, da sie voll und ganz auf dem gleichen Boden stehen wie die Ausführungen v. SCHREIBERS'.

Von größerer Bedeutung ist dann die Publikation CZERMAKS (14) aus dem Jahre 1843. Seine Angaben stützen sich auf feine, mannigfaltige Beobachtungen. Nach einer einläßlichen Beschreibung der Ovarien, Ovidukte und Uteri verbreitet er sich über die Begattung, sodann über die Befruchtung. Auf die Ausführungen betr. die Eierstöcke und ihre Gebilde kommen wir später zurück. Hervorgehoben sei, daß CZERMAK „unvollkommene Ueber-Befruchtung“, „superfoecundatio“, annimmt, weil ohne neuerdings erfolgte Begattung die zweite Tracht vor sich gehen könne. Er unterscheidet in jedem Uterus ein Embryonaleichen und viele Embryotropheichen. Das erstere entwickelt sich zum Embryo, die letzteren zerfließen in eine „breiartige, schmutzig-gelbliche, in Weingeist gerinnende, zähe Masse“ und dienen, wie der Name sagt, dem heranwachsenden Embryo zur Nahrung. Nach CZERMAK entwickeln sich aus der großen Zahl der Eier (40—48) also nur 2 zu Embryonen, weshalb er das Tier „der Seltenheit des physiologischen Phänomens wegen“ Salamandra bipara genannt wissen möchte. Warum in jedem Uterus nur dieses einzige Ei befruchtet wird, sucht er damit zu erklären, daß er beim Embryonalei „eine uns bisher unbekannte Eigenschaft in Beziehung seiner feinsten Struktur“, wodurch es sich vor allen anderen im Eierstock befindlichen Eiern charakterisiert, als wahrscheinlich hält. Zuletzt bespricht CZERMAK noch die Ernährung des Embryo und kommt zum Schlusse: „Es dürften daher diese Organe (die Kiemen) sowohl Atmungs- und Ernährungsorgane sein, wie wir es bei Säugetieren in den Placentalflocken vereinigt sehen.“

Dieser Arbeit läßt CZERMAK im Jahre 1848 eine weitere (15) folgen, in der er Spermatozoiden aus dem Vas deferens der Männchen von Salam. atra beschreibt und abbildet.

Der nächste, der sich eingehend mit Salam. atra beschäftigte, ist v. SIEBOLD (45). Nachdem er 1836 bei den männlichen Insekten die Anwesenheit und Bedeutung des Receptaculum seminis nachgewiesen, suchte er dieses auch bei männlichen Urodelen und präparierte zu diesem Zwecke Salam. atra. Er unterstützt die Ansichten v. SCHREIBERS'. Die Beantwortung der

Frage, wie es komme, daß jederseits nur ein einziges Ei, und zwar immer das unterste, befruchtet werde, brachte ihn dazu, nachzuforschen, ob nicht in den weiblichen Geschlechtswegen von Salam. atra irgendwo eine Art Receptaculum sem. verborgen stecke.

Wichtiger für uns ist die Angabe, daß v. Siebold neben einem halberwachsenen, ebenmäßig gebildeten Fötus einen „eigentümlichen ovalen oder rundlichen grauen Körper" fand mit kiemenartig verästelten Fortsätzen und einem kurzen Schwanzstummel: einen mißgebildeten Embryo. „Die Entstehung dieser Monstra ließe sich wohl daher ableiten, daß in jenen Fruchthältern ein zweites Ei unvollkommen befruchtet wurde, indem vielleicht auf dasselbe eine nicht hinreichende Menge von Spermatozoiden eingewirkt hat." v. Siebold schließt seine Arbeit mit einer ausführlichen Abhandlung über den Weg des männlichen Samens in die Kloake und in das Receptaculum.

Dieser Arbeit aus den Jahren 1857/58 läßt v. Siebold 1876 eine zweite (46) folgen über die Verwandlung des Axolotls, worin er wiederum die „unentwickelt gebliebenen Eier" erwähnt und von ihnen aussagt, sie besitzen wahrscheinlich eine ganz spezifische, der Fäulnisgärung nicht unterworfene chemische Zusammensetzung, weil sie über 20 Tage unverändert im Wasser liegen bleiben könnten. Mit Angaben über den Ursprung des Vorkommens von Salam. atra im Schwarzwald schließt er diese seine Arbeit.

1877 publiziert Marie de Chauvin ihre Versuche „Ueber das Anpassungsvermögens der Larven von Salam. atra" (13). Sie hat halb erwachsene, dem Uterus entnommene Atra-Embryonen im Wasser fortgezogen, sie also an das Leben der Maculosa-Embryonen gewöhnt und sie die ganze uterine Entwickelung bis zum Landtier im Wasser nachholen lassen. Dabei machte sie die Beobachtung,

1) daß sich nach Abstoßung der ursprünglichen Kiemen neue produzierten, die an Größe und Gestalt ganz verschieden von jenen waren und die den Embryo befähigten, lange im Wasser zu leben und weit über die gewöhnliche Zeit hinaus den Larvenzustand zu bewahren;

2) daß eine Verwandlung des für das Schwimmen im Wasser zu zarten Schwanzes in einen kräftigen Ruderschwanz dadurch bewirkt wurde, daß die schmale Schwanzschwimmhaut durch eine breitere und stärkere ersetzt wurde.

Brehm (10) gibt in seiner 1878er Auflage über Salam. atra an,

er bevölkere innerhalb eines zwischen 600—2000 m ü. M. gelegenen Höhengürtels geeignete Orte in zahlreicher Menge. Des weiteren führt er v. SCHREIBERS' Arbeit an und sagt: „er (Salam. atra) bringt zwar auch lebendige Junge zur Welt, aber nie mehr als 2 auf einmal". „Der Mohrensalamander lehrt uns also eine absonderliche Fortpflanzung kennen, welche in der ganzen Ordnung nicht wieder bemerkt wurde." Im übrigen wiederholt BREHM nur die Ausführungen v. SCHREIBERS'.

1890 veröffentlicht ZELLER eine Arbeit „Ueber die Befruchtung bei den Urodelen" (49), bringt aber gegenüber v. SIEBOLD und CZERMAK nichts Neues.

Aus dem gleichen Jahre sind für uns von Bedeutung die Arbeiten von FATIO (16) und WIEDERSHEIM (48).

FATIO findet: „Trois ou quatre œufs dans chaque utérus présentent d'abord quelques traces de vivifaction, mais un[1]) seulement doit arriver à bien et successivement ces premiers germes périront, pour faire place au seule élu."

WIEDERSHEIM findet unter 38 trächtigen Weibchen in einem Falle 3, in einem zweiten Falle sogar 4 Junge. Abgestorbenen Embryonen begegnete er zweimal. Einläßlich bespricht er die Durchsetzung des Nahrungsdotters mit Blutzellen als Sauerstoffträger zu einem Bluteibrei, „in welchem der Embryo schwimmt, atmend und zugleich aktiv Nahrung aufnehmend, fressend". „Je mehr nun das Material der Nahrungseier verbraucht wird und sich seinem Ende nähert, um so mehr tritt die Mutter durch Beisteuerung von Blut, Lymphe und zerfallenden Epithelien für den Verlust ein." „Die roten, freiliegenden Blutzellen brechen durch und gelangen in das Cavum uteri, um hier, in immer kleinere Kügelchen zerfallend, sich dem Eibrei beizumischen."

1891 gibt SCHWINK (43) bekannt, daß er „mehr als zwei Embryonen öfters fand". Seine Befunde von Abortivembryonen und Abortiveiern neben Normalembryonen im gleichen Uterus erweckten in ihm die Vermutung, die abnorme Lage verursache die abnorme Entwickelung. Er bestreitet, daß immer das der Kloake nächstliegende Ei das befruchtete, sich entwickelnde sei. v. SIEBOLDS Angabe über das Vorkommen von „Monstra" oder „mißgebildeten Embryonen" bestätigt er: „Ich fand eine beträchtliche Anzahl solcher verkrüppelter, relativ weit entwickelter Embryonen; die meisten derselben lebten noch, als ich sie aus ihren Hüllen be-

---

1) Original gesperrt gedruckt.

freite, und sie machten sehr energische Fluchtbewegungen." Aber wichtiger sind SCHWINKS Untersuchungen über die Beteiligung der Keimblätter an der Bildung der Blut- und Gefäßzellen, wobei er, ganz im Gegensatz zu MUTHMANN (33) und MARCINOWSKI (28), den Mesoblast von der Bildung der Gefäßzellen ganz ausschließt und diese dem Dotterentoblast zuweist.

Die für unsere Arbeit grundlegenden Untersuchungen lieferten 1896 SCHWALBE (42) und 1904 KAMMERER (27). Beide Autoren begegnen uns in der Folge so oft, daß ich, um Wiederholungen möglichst zu vermeiden, darauf verzichte, an dieser Stelle auf ihre Arbeiten näher einzutreten. SCHWALBES Abortivembryo wird am Schluß der mikroskopischen Untersuchungen die gebührende Berücksichtigung finden.

Anlehnend an die Versuche M. DE CHAUVINS gelang es KAMMERER, Larven von fortgeschrittener Entwickelung, dem Mutterleib entbunden, im Wasser zur vollen Metamorphose zu bringen. Auf experimentellem und statistischem Wege kommt er zu Ergebnissen, die ihm deutlich beweisen, daß die bloße Annahme einer sehr nahen Verwandtschaft zwischen Salam. maculosa und Salam. atra nicht mehr genügt, sondern daß an deren Stelle die begründete Vermutung einer dichotomen Abstammung von einer gemeinsamen Stammart treten muß. Daß Salam. atra die höher differenzierte, phylogenetisch jüngere Species ist, darüber besteht nach Ansicht KAMMERERS kein Zweifel mehr.

Greifen wir aus all dem Gesagten die beiden wichtigsten Punkte heraus, die Zahl der befruchteten Eier und die Zahl der Embryonen, so fallen uns bezüglich des ersten Punktes die so sehr verschiedenen Ansichten auf. Als befruchtet nimmt v. SIEBOLD nur ein einziges Ei an; v. SCHREIBERS spricht unbestimmt von 20 und mehr in jedem Uterus, die unbefruchtet oder wenigstens unentwickelt bleiben; CZERMAK hält für unwahrscheinlich, daß nur ein Ei befruchtet werde; FATIO nimmt 3—4 an, von denen sich aber nur eines entwickelt, während die übrigen abortiv werden. Auf ganz anderem Boden steht SCHWALBE, der alle in den Ovidukt gelangenden Eier als befruchtet betrachtet, von denen aber „alle bis auf eines früher oder später in der Entwickelung zurückbleiben, um entweder frühzeitig zu zerfallen oder es noch zur Bildung jener Nebenembryonen zu bringen".

Bezüglich der Embryonenzahl herrscht so ziemlich Einmut: 1 Embryo nimmt PERROT an; „nur" 2 nehmen an: v. SCHREIBERS, CZERMAK, v. SIEBOLD, M. DE CHAUVIN, BREHM und FATIO. Nähere

Angaben über Ausnahmen, die über 2 Embryonen hinausgehen, machen uns CZERMAK, WIEDERSHEIM, SCHWALBE und KAMMERER.

Vergleichen wir nun damit unsere Befunde! Denselben schicken wir, um sich wiederholende Definitionen und Erklärungen umgehen zu können, einen Abschnitt über Terminologie voraus.

III. Terminologie.

Wir lehnen uns hierin in der Hauptsache an SCHWALBE und KAMMERER an.

Mit letzterem nennen wir Abortivgebilde die auf einer untergeordneten Entwickelungsstufe stehen gebliebenen, lebensunfähigen Keime.

Unter Abortiveiern versteht KAMMERER Eier, „die über die ersten Furchungsstadien nicht hinaus sind". Ich aber nenne so alle diejenigen Eier, die in den Uterus gelangt sind und ihre Eiform noch beibehalten haben, also noch nicht in Dottermasse zerflossen sind; ganz abgesehen von einer Befruchtung, die SCHWALBE für alle diese Eier annimmt, während ich, wie wir später sehen, diese Ansicht nicht teile. Diese von SCHWALBE und mir „Abortiveier" genannten Gebilde sind die „Embryotropheichen" CZERMAKS.

Abortivembryonen nennt KAMMERER jene, „an denen mehr oder weniger vorgeschrittene, meist verkrüppelte Embryonen bereits deutlich wahrnehmbar sind". Was versteht hierbei KAMMERER unter den sehr dehnbaren Ausdrücken „mehr oder weniger" und „erste Furchungsstadien"? Wo will er die Grenze legen zwischen Abortiv-Ei und Abortiv-Embryo? ROUX nennt z. B. das Gebilde erst „Embryo", wenn die Medullarplatte gebildet ist. Darum benenne ich als Abortivembryonen alle in den Uterus gelangenden Eier, die in Furchung übergegangen sind (sei diese nun in den Anfangsstadien oder schon weiter vorgerückt zu deutlich wahrnehmbarem Embryo), aus der jedoch nicht ein normaler, zu extrauterinem Leben befähigter Embryo resultiert. Hierher gehören also alle diejenigen Gebilde, die KAMMERER Abortiveier nennt.

SCHWALBE benennt als Hauptembryo den zur Vollendung seiner Entwickelung gelangenden, lebensfähigen Embryo, der normalerweise bei Salam. atra als einziger in einem Uterus vorkommt. Ich akzeptiere diese Bezeichnung nur für gewisse Fälle. Es kann nämlich, wie wir später sehen werden, vorkommen, daß in einem

und demselben Uterus zwei solcher lebensfähiger, zum Stadium des v. Schreiberschen pullus perfectus gelangender Embryonen sich finden, die sich in ihrem Entwickelungsgrade gar nicht stark voneinander unterscheiden. Für solche Embryonen wählen wir die Bezeichnung Normalembryonen oder Zwillinge, während wir die Benennung „Hauptembryo" vorbehalten für alle diejenigen Fälle, wo im Uterus neben einem normal sich entwickelnden, eben dem Hauptembryo, ein Abortivembryo liegt, den wir, wie Schwalbe, Nebenembryo heißen wollen.

Sprechen wir hin und wieder von Einzelembryonen, so sind darunter Normalembryonen verstanden, die ihre Uterinentwickelung einzeln nehmen, d. h. ohne Beisein eines zweiten normalen oder abortiven Embryos im nämlichen Uterus.

Als Volumen eines Muttertieres oder eines Embryos bezeichnen wir nach Schwalbe diejenige Größe, die wir erhalten durch Multiplikation der drei größten Ausdehnungen des betr. Gebildes, d. h. der Totallänge (Schnauzenspitze bis Schwanzspitze), der Breite des Rumpfes, in der Mitte zwischen beiden Extremitätenpaaren gemessen, und der Höhe (dorso-ventraler Durchmesser an derselben Stelle).

Um den verschiedenen Entwickelungsgrad der Embryonen, bestimmter ausgedrückt, das Verhältnis zwischen Embryonaleichen und Embryotropheichen, jeweilen ohne weitere Beschreibung angeben zu können, akzeptiere ich wie Kammerer die bezügliche Schwalbesche Bezeichnung, allerdings mit dem Unterschiede, daß ich den 2. Grad spezifiziere in das Vorhandensein von reichlichem und spärlichem Dotter, und daß ich bezüglich des 3. Grades von den Kiemen nichts gesagt wissen will. Schwalbe fügt nämlich bei: „die Embryonen aber noch durch längere (10—12 cm lange) Kiemen ausgezeichnet". Es lassen sich nun aus dem Uterus Embryonen herausschneiden, die, kurz vor der Geburt stehend, die Kiemen zu ganz geringer Länge oder sogar schon zu Knötchen reduziert haben. Für solche Fälle müßte Schwalbe noch einen 4. Grad angliedern.

Embryonen I. Grades (E I) befinden sich noch innerhalb der im Eileiter gebildeten Eihülle.

Embryonen II. Grades a (E IIa) liegen frei innerhalb des aus den übrigen zerflossenen Eiern stammenden, reichlich vorhandenen Dotterbreies.

Embryonen II. Grades b (E IIb) wie E IIa, Dotter aber

nur noch spärlich vorhanden in Form eines im Vergleich zum Uterusvolumen kleinen Dotterballens.

Embryonen III. Grades (E III), der Dotterbrei ist gänzlich verschwunden.

In ähnlicher Weise wollen wir die Entwickelungsstadien der Eier im Ovarium bezeichnen, und zwar als $^1/_8$-Eier auffassen die ersten Stadien der Eibildung in Gestalt kleinster heller, noch nicht gelber Kügelchen. $^1/_1$-Eier haben die Wachstumsgrenze erreicht, bei der die Eier in den Ovidukt und durch diesen in den Uterus gelangen. $^1/_4$-, $^1/_2$-, $^3/_4$- und $^7/_8$-Eier bezeichnen die Zwischenstadien, die ersteren mehr dem Anfangsstadium, die letzteren mehr dem Endstadium genähert.

Wenn wir unterscheiden zwischen einem trächtigen und einem hochträchtigen Muttertier, so weist ersteres den einen oder beide Uteri als weiße Ballen auf und enthält, im reichlichen Dotter eingebettet, einen E I oder einen E IIa von geringer Größe, während letzteres den Embryo, gewöhnlich einen E IIb oder E III, selten einen E IIa, aus dem Uterus durchscheinen läßt.

Die Kiemenlänge wurde immer an der obersten längsten Kieme gemessen.

IV. Makroskopische Untersuchungen.

A. Materialnachweis und Technik.

Beim Sammeln der Tiere wurde namentlich darauf geachtet, verschiedene Serien aus verschiedenen Höhenlagen und von Oertlichkeiten zu erhalten, die abweichende biologische Verhältnisse bieten. Da ich diesen Grundsätzen unbedingt folgen wollte, erhielten dann leider die Serien nicht die gewünschte Stärke; denn um ja nicht aufs Geratewohl gesammelte Tiere zu erhalten, wollte ich sie selbst sammeln oder wenigstens dabei sein, und dabei traten dann berufliche Inanspruchnahme und „ungünstiges Salamanderwetter“ als „forces majeures“ hindernd in den Weg. Immerhin ist es mir gelungen, den aufgestellten Forderungen nachkommend, folgende 4 Serien zusammenzubringen:

Serie I, umfassend 10 Muttertiere (MT.), gefangen anfangs September 1906 am Fuße des Schreyenbachfalls hinter Linthal im Kanton Glarus; Meerhöhe 810 m. Lokalität vorwiegend mit Steinschutt bedeckt; Vegetation sehr spärlich; Bewässerung reichlich. Seziert vom 10. Oktober 06 bis 5. März 07.

Serie II, umfassend 22 Muttertiere, gefangen den 10. Juli 07 am Nordabhang des großen Aubrig im Wäggital, Kanton Schwyz; Meerhöhe 1090 m. Lokalität mit Nadelholz bewaldet; Vegetation reichlich (vorwiegend Farne); Steinschutt spärlicher; Bewässerung reichlich. Seziert vom 12. Juli 07 bis 15. Juli 07.

Serie III, umfassend 72 Muttertiere, gefangen vom 23.—29. Juli 07 auf der Alp Unteralten am Nordabhang des kleinen Aubrig, Wäggital, Kanton Schwyz; Meerhöhe 1320 m. Lokalität Alpweide mit reichlichem Steinschutt und reichlicher Bewässerung. Seziert vom 13. August 07 bis 3. Oktober 07.

Serie IV, umfassend 10 Muttertiere, gefangen den 17. Juli 08 am Wege nach dem Saaspaß hinter Euthal bei Einsiedeln im Kanton Schwyz; Meerhöhe 940 m. Lokalität Bachtobel mit reichlichem Steinschutt und spärlicher Vegetation. Bewässerung reichlich. Seziert vom 30. Juli bis 14. August 08.

Die gesammelten Tiere wurden bis zur Sektion in einem einfachen Terrarium untergebracht. Kammerer hat ein solches sehr ausführlich beschrieben. Wenn ich nun trotzdem noch kurz auf die Beschreibung meines Terrariums eingehe, so will ich damit nur hervorheben, daß auch ganz einfach gehaltene, keine Kosten verursachende Behälter vorzügliche Dienste leisten, wie solche übrigens Kammerer selbst auf Reisen „nutzbar angewendet“ hat. Vielleicht wagt sich dann der eine oder andere, dem nicht ein aus Beton gemauertes, mit herausziehbarer Glaswand versehenes Terrarium zur Verfügung steht, an die Nachprüfung und Weiterführung unserer Ergebnisse heran. Dieser einfache Behälter bestand aus einer größeren Kiste, deren Boden mit einer 1 dm hohen Erdschicht bedeckt war. Als Unterschlupf waren flache Steine hineingelegt oder zu einer kleinen Grotte aufgetürmt. Zudem war reichlich Moos vorhanden. Die fehlenden Bächlein ersetzten 2 flache, mit Wasser gefüllte Schalen. Die Ventilation ermöglichte eine große, mit Drahtgeflecht überspannte Oeffnung im Deckel. Dieses Terrarium fand seinen Platz an schattiger Stelle des Gartens. Bei heißem Wetter wurde das Innere oft mit Wasser besprengt. Gefüttert wurden die Tiere mit Regenwürmern und Larven des Mehlkäfers (Tenebrio molitor L.). Dabei fühlten sich diese Pensionäre augenscheinlich so wohl, daß sie ihre Lebensweise gar nicht zu ändern schienen: bei schlechtem Wetter oder nach dem Besprengen mit Wasser krochen sie in ihrem gemütlichen Tempo durch das Moos und über die Steine, bei warmem Wetter blieben sie verborgen in ihren Schlupfwinkeln. Sie schritten zur Be-

gattung und zur Geburt. Zum Winterschlaf verkrochen sie sich in die Erde, wo sie dann, schwach zusammengerollt und mit einer dichten Schleimhaut bedeckt, lagen.

Legt man Wert darauf, die frischgeworfenen Jungen aufzuziehen, so tut man gut, dieselben von den Alten zu trennen, da letztere hin und wieder, trotz genügend dargebotener Nahrung, ihre Jungen verschlingen. Wenn ich auch diesen Fraß nie direkt beobachten konnte, so fand ich doch mehrmals im Magen von sezierten Muttertieren die deutlich erkennbaren Reste verschlungener Jungen. Uebrigens erwähnt KAMMERER das gleiche von der Salam. maculosa.

Alle Muttertiere, mit Ausnahme der dem Winterschlaf entnommenen sowie der Embryonen, wurden behufs Feststellung des Volumens nach ihren Dimensionen vermessen, und zwar in normal munterem Zustande und in normaler, auf den Extremitäten ruhender Stellung. Nachgeprüft wurden die Resultate bei den Muttertieren, wenn sie in Rückenlage im Präparierbecken aufgespannt waren.

Anfänglich umging ich eine Betäubung oder Tötung der Muttertiere durch Chloroform, um nicht ungünstig auf die Embryonen einzuwirken, und durchschnitt das verlängerte Mark. Allein die oft noch lebhaften Reflexbewegungen erschwerten meist ein exaktes Präparieren, so daß ich ein vorangehendes Abtöten mittels Chloroform vorzog, und zwar um so mehr, als sich herausstellte, daß dessen Anwendung auf die Embryonen keinen nachteiligen Einfluß ausübte. War es mir doch gelungen, manchen Embryo mehrere Tage, einen sogar 4 Wochen lang in Wasser, schwach mit physiologischer Kochsalzlösung vermengt, in voller Munterkeit zu erhalten, bis ein unglücklicher Zufall (Gasvergiftung), seinen Tod herbeiführte.

Zum Schlusse sei noch erwähnt, daß ich gute Erfahrungen machte mit der Präparation unter Wasser.

B. Die Befunde aus den 4 Serien.

Serie I. Von den 10 MT. waren 4 nichtträchtig, die übrigen 6 dagegen hochträchtig. Die nichtträchtigen ♀, deren Sektion in den Winterschlaf fiel, weisen hinsichtlich der Ei-Entwickelung verschiedene Stadien auf. Eines derselben, das MT. 9, seziert den 20. Febr. 07, verdient hervorgehoben zu werden, da bei beidseitig leerem Uterus und Ovidukt das Ovarium rechts prall gefüllt war

mit 43 $^3/_4$—$^7/_8$-Eiern, das Ovarium links mit 51 Eiern der gleichen Stadien. Die 6 hochträchtigen MT. ergaben 10 Embryonen, und zwar 5 E III, 1 E IIa und 4 E IIb. Besonders erwähnen will ich ein dem Winterschlaf entnommenes MT., seziert den 20. Febr. 07, mit folgendem Protokoll: Uterus rechts 1 E III, Uterus links 1 E IIb; Ovarien klein mit $^1/_8$-Eiern. Ein anderes sich im Winterschlaf befindliches MT., seziert den 5. März 07: Uterus rechts 1 E III, Uterus links leer; Ovarien $^1/_2$-Eier. Einen analogen Fall, d. h. 1 E IIb einerseits, leer andererseits, wies ein am 10. Okt. 06 seziertes MT. auf. Doch dürfen diese beiden Fälle nicht zueinander in Beziehung gebracht werden, da im letzteren Falle, ganz ähnlich wie in 2 unter Serie II zu erwähnenden Fällen, eine der Sektion kurz vorangehende Geburt des einen Embryos möglich war, während dies bei dem im Winterschlaf ruhenden Tiere ausgeschlossen ist.

Bei keinem MT. waren 2 Embryonen im gleichen Uterus beisammen. Dieses Ergebnis muß uns auffallen, wenn wir damit Kammerers Serie X in der Tabelle p. 245 vergleichen. Er findet unter 7 trächtigen ♀ aus einer Seehöhe von 750—800 m 1 ♀ mit 4 Hauptembryonen (im Sinne Kammerers und Schwalbes), 2 ♀ mit 3 Hauptembryonen, 1 ♀ mit 3 und 2 ♀ mit 2 „vom Dotterbrei gesonderten Abortiveiern“ und schließlich 1 ♀ mit 1 und 1 ♀ mit 2 Abortivembryonen (wieder im Sinne Kammerers). In Erwägung aber, daß meine Serie I nur 6 trächtige Weibchen aufweist und daß die lange Gefangenschaft sowie das Ueberwintern in derselben auf die Uterinverhältnisse von ungünstigem Einfluß hätten sein können, daß ferner der Zufall mir so überaus unfruchtbare Weibchen in die Hände gespielt hat, will ich darauf verzichten, meine Ergebnisse denjenigen Kammerers gegenüber zu stellen. Es bleibt dem Studium eines weit reicheren Materials aus der Seehöhe von 750—850 m vorbehalten, entweder Kammerers Anschluß der Salam. atra an Salam. maculosa glänzend zu bestätigen oder dann sein ganzes, nach außen so hübsch erscheinendes, nach meiner Ansicht aber noch auf schwachem Fundament stehendes Gebäude niederzureißen.

Serie II wies unter den 22 ♀ 7 nichtträchtige Tiere auf. Die übrigen 15 MT. ergaben 30 Embryonen: 15 E III, 3 E IIb, 5 E IIa und 7 E I; durchschnittlich also pro MT. die „normale“ Zweizahl. Es sei ein kräftiges MT., seziert den 12. Juli, besonders hervorgehoben. Dasselbe trug im Uterus rechts 2 E III mit 44 bezw. 41 mm Körperlänge und je 9 mm Kiemenlänge, im Uterus

links ebenfalls 2 E III mit je 42 mm Körperlänge und 9 bezw. 13 mm Kiemenlänge. Die Ovarien enthielten je ca. 70 $^1/_8$—$^1/_4$-Eier. 2 MT. ausgenommen, trugen alle anderen die „normalen“ 2 Embryonen. Die beiden Ausnahmen wiesen den einen Uterus leer auf, was wohl, wie schon erwähnt, mit der erst kürzlich erfolgten Geburt des einen Embryos zusammenhängen kann.

Stellen wir der Einfachheit halber die kleine Serie IV der großen Serie III in der Besprechung voran!

Serie IV umfaßt 3 nichtträchtige, 4 trächtige und 3 hochträchtige MT. Die 4 trächtigen MT. enthielten 7 E IIa und 1 E I, zeigten also ganz „normale“ Verhältnisse. Das gleiche trifft zu für die 3 hochträchtigen MT. mit je 2 E III.

Die Hauptergebnisse unserer makroskopischen Untersuchungen entziehen wir der großen Serie III, deren Befunde ich zum Teil in umstehender Tabelle zusammengestellt habe. Von den 72 ♀ waren 29 nichtträchtig, von den übrigen 43 waren 18 trächtig und 25 hochträchtig. Weil uns aber die kleinen, wenig entwickelten Embryonen der trächtigen ♀ ein wenig günstiges Material für Vermessungen der Länge, des Volumens, der Kiemenlänge etc. geboten hätten, habe ich vorgezogen, für die Tabelle die hochträchtigen MT. herauszugreifen, um so mehr, als unter diesen 25 Tieren nicht weniger als 9 im einen oder in beiden Uteri mehr als einen Embryo trugen. Die Ansicht von Fatio, es entwickeln sich in einem Uterus 2 Embryonen bis zur Größe von 12—16 mm, worauf dann der eine zugrunde gehe, um dem anderen als Nahrung zu dienen, ist durch diese Befunde also widerlegt. Statt die einzelnen Fälle des weiteren zu besprechen, verweise ich auf die **fettgedruckten** Zahlen der Tabelle, die uns so ziemlich alles sagen.

C. Die Schlußfolgerungen.

Verwerten wir nun obige Ergebnisse aus den 4 Serien, vergleichen wir sie mit den Ergebnissen anderer Autoren und ziehen wir daraus die Schlüsse auf den Entwickelungsgang unseres Tieres!

Wir ziehen dabei folgende Punkte in Betracht:

1) Volumverhältnis des Embryos zum Muttertier;
2) Lage des Embryos gegenüber dem Muttertier;
3) Verhältnis der Kiemenlänge zur Körperlänge des Embryos;
4) die Eientwickelung und ihre Beziehung zur Trächtigkeit;
5) die Periodik der Trächtigkeit;
6) die Eileiter (Ovidukte).

Muttertier				Uterus rechts										
No. des MT.	Datum der Sektion	Totallänge in mm	Totalvolumen in mm³	Normalembryo resp. Einzelembryo				Abortivembryo	Totallänge des Embryos in mm	Totalvolumen des Embryos in mm³	Volumverhältnis des Embryos zum MT. in Proz.	Kiemenlänge in mm	Totalvolumen des Uterus in mm³	Volumverhältnis des Uterus: zum MT. in Proz.
				I	IIa	IIb	III							
1	16. VIII. 07	126	22 900	.	.	.	Kr	.	43	1806	7,9	14	.	.
2	—	**107**	**15 300**	.	**Ka**	.	.	.	**35**	**1715**	**11,2**	**16**	.	.
3	—	125	15 000	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	—	110	15 400	.	.	.	Kr	.	42	1512	9,8	13	.	.
5	17. VIII.	113	15 800	.	.	.	Ka	.	41	1230	7,8	11	.	.
6	—	**120**	**19 800**	.	.	.	**Ka**	.	**41**	**1722**	**8,7**	**16**	.	.
7	**21. VIII.**	**119**	**14 300**	.	.	.	**Kr**	.	**38**	**1140**	**8**	**10**	.	.
							✱	.	**15**	.	.	.	.	.
8	—	**130**	**26 500**	.	.	.	**Kr**	.	**41**	**1476**	**5,6**	**14**	.	.
							✱	.	**35**	**875**	**3,7**	**10**	.	.
9	22. VIII.	100	13 000	.	.	.	Kr	.	36	1080	8,3	15	.	.
10	—	**111**	**18 300**	.	**Kr**	.	.	.	**10,6**	.	.	.	.	.
					Kr	.	.	.	**8,8**	.	.	.	.	.
11	—	**118**	**17 700**	.	.	.	**Kr**	.	**40**	**1400**	**7,9**	**8**	.	.
							Kr	.	**30**	**600**	**3,4**	**5**	.	.
12	27. VIII.	125	12 000	.	.	Kr	.	.	29	725	6	13	.	.
13	—	**133**	**10 600**	.	.	**Kr**	.	.	**38**	**1368**	**12,6**	**9**	.	.
14	—	120	19 200	.	.	.	Ka	.	40	1440	7,5	15	.	.
15	**28. VIII.**	**120**	**21 600**	.	.	.	**Kr**	.	**48**	**1728**	**8**	**13**	.	.
							Ka	.	**16**	.	.	**3**	.	.
16	—	119	16 600	.	.	.	Kr	.	44	880	5,3	9	.	.
17	--	121	15 200	.	.	.	Kr	.	41	1230	8,1	13	.	.
18	—	120	10 500	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
19	—	115	13 400	.	+	.	.	.	18	.	.	8	950	7,1
20	—	118	18 900	.	+	.	.	.	17	.	.	7	1584	8,4
21	—	**97**	**8 500**	.	**✱**	.	.	.	.	.	.	.	**432**	**5,1**
22	29. VIII.	115	11 400	.	.	.	Ka	.	42	1512	13,2	14	.	.
23	30. VIII.	122	15 400	.	.	.	Kr	.	43	1548	10	13	.	.
24	—	130	16 400	+	.	.	.	.	.	.	.	.	850	5,2
25	3. X.	118	16 500	.	+	.	.	.	.	.	.	.	622	3,8

+ bedeutet einen Embryo in halb kranialer, halb kaudaler
der Sektion ihre ursprüngliche Lage nicht mehr erkennen ließen.
Kr bedeutet einen Embryo in kranialer Lage, d. h. der Kopf
Ka bedeutet einen Embryo in kaudaler Lage, d. h. der Kopf des

Uterus links										Ovarien	
ormalembryo resp. Einzelembryo			Abortivembryo	Totallänge des Embryos in mm	Totalvolumen des Embryos in mm³	Volumverhältnis des Embryos zum MT. in Proz.	Kiemenlänge in mm	Totalvolumen des Uterus in mm³	Volumverhältnis des Embryos zum MT. in Proz.	Größe der Eier	Besondere Bemerkungen
II a	II b	III									
.	.	Kr	.	46	1380	6	12	.	.	1/4	
.	{ **Kr**	.	.	**33**	**1336**	**9**	**8**	.	. }	1/8	
	{ .	.	+	**7**	**140**	**0,9**	.	.	. }		
.	.	Kr	.	39	1404	9,4	11	.	.	1/8	
.	.	Kr	.	44	1848	12	10	.	.	1/4—1/2	
.	.	Kr	.	36	1080	6,8	12	.	.	1/4	
.	.	{ **Kr**	.	**31**	**620**	**3,1**	**7**	.	. }	1/4	{ **rechts am kranialen Ende 1 7/8-Ei.**
		{ **Ka**	.	**35**	**1050**	**5,3**	**7**	.	. }		
.	.	**Kr**	.	**38**	**1140**	**8**	**12**	.	. }	1/4	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	. }		
.	.	**Ka**	.	**48**	**2016**	**7,6**	**18**	.	. }	1/4—1/2	
.	.	.	.	.	.	.	.	.	. }		
.	.	Ka	.	37	925	7,1	14	.	.	1/4	
{ **Kr**	.	.	.	**17**	.	.	.	.	.	.	
{ .	.	.	**Ka**	**4,26**	**26,443**	.	.	.	.	.	
.	{ **Kr**	.	.	**39**	**975**	**5,5**	**13**	.	. }	1/4—1/2	
.	{ **Ka**	.	.	**12**	.	.	.	.	. }		
.	Ka	.	.	28	700	5,8	11	.	.	1/4	
.	.	{ **Kr**	.	**37**	**925**	**8,7**	**15**	.	. }	1/8—1/2	
		{ **+**	.	**32**	**800**	**7,5**	**9**	.	. }		
.	.	Kr	.	39	1170	6,1	12	.	.	1/4	
.	.	{ **Kr**	.	**41**	**1230**	**5,7**	**10**	.	. }	1/4—3/4	
.	.	{ **Ka**	.	**35**	**700**	**3,2**	**9**	.	. }		
.	.	Kr	.	40	800	4,8	12	.	.	3/4—7/8	
Kr	.	.	.	33	825	5,4	9	.	.	1/8	
.	Kr	.	.	30	750	7,1	6	.	.	1/4—1/2	
+	.	.	.	19	.	.	8	950	7,1	1/8	
+	.	.	.	.	.	.	.	1512	8	1/8	rechts in der Mitte 2 1/2-Eier.
{ **Kr**	.	.	.	.	.	.	.	.	. }	1/8	
{ **Kr**	.	.	.	.	.	.	.	**480**	**6** }		
+	.	.	.	.	.	.	.	832	7,3	1/8—1/4	
.	.	Kr	.	40	1200	7,8	14	.	.	1/8—3/4	
.	.	Kr	.	49	2744	16,7	15	.	.	1/4—3/4	
.	.	Kr	.	40	1680	10,2	12	.	.	1/4—1/2	

Lage, d. h. Embryonen, die infolge lebhafter Bewegungen während

des Embryos ist gegen den Kopf des MT. hin gerichtet.
Embryos ist gegen die Schwanzpartie des MT. hin gerichtet.

Meine hierbei verfolgten Grundsätze sind kurz zusammengefaßt in folgendem Zitat HERTWIGS (23): „Wie ein gewissenhafter Beobachter sich nicht scheut, seine Beobachtungen mitzuteilen, stets gewärtig, daß bald jemand kommt, der mit mehr Talent noch besser und schärfer beobachtet hat, als er, so soll er auch ohne Scheu aus seiner Beobachtung die sich ihm ergebenden Schlüsse gewissenhaft ziehen, auch auf die Gefahr hin, später eines Trugschlusses überführt zu werden."

1. Das Volumverhältnis des Embryos zum Muttertier.

Es bewegt sich nach unserer Tabelle

für den Uterus rechts zwischen 5,3 Proz. als Minimum und 13,2 Proz. als Maximum, im Mittel 9 Proz.;

für den Uterus links zwischen 5,4 Proz. als Minimum und 16,7 Proz. als Maximum, im Mittel 8,5 Proz.

Bei dieser Berechnung sind die Volumen der Zwillinge addiert, dieselben also, weil in einem Uterus beisammen, als ein einziger Embryo berechnet. Berechnen wir das Mittel aus der Zahl der Embryonen überhaupt, so erhalten wir für den Uterus rechts 8,05 Proz., für den Uterus links 7,11 Proz. Vergleichen wir mit diesen Zahlen die Befunde KAMMERERS in seiner schon erwähnten Tabelle, so würden sich unsere Befunde sehr schön einreihen in die Mitte der Befunde KAMMERERS für Salam. maculosa und wir würden sagen: Der Uterus der Salam. atra mit seinen 2 bezw. 3—4 Embryonen ist ungefähr gleich stark in Anspruch genommen wie derjenige der Salam. maculosa mit seiner viel größeren Zahl von Embryonen. Man wird dies als selbstverständlich hinstellen, da ja beide Tiere in ihrer ganzen Organisation, einige wenige Merkmale ausgenommen, übereinstimmen, und wird sich fragen: warum soll denn der Uterus der einen Art mehr zu leisten imstande sein als der Uterus der anderen Art? Wie stellt sich nun KAMMERER zu dieser Frage? Er setzt das Volumverhältnis zwischen Embryonen und Muttertier bei 750—800 m Seehöhe auf $21\frac{1}{2}$ Proz., bei 1800 m aber auf 24 Proz. fest und erhält so eine schön aufsteigende Reihe von Salam. maculosa der tiefsten Lagen an bis hinauf zu Salam. atra der höchstgelegenen Fundorte.

Wenn ich nun Stellung nehme gegenüber den Angaben KAMMERERS, so will ich nicht die absoluten Zahlen über das Volum-

verhältnis zwischen Embryo und MT. in Frage ziehen; liegt es doch auf der Hand, daß einige außergewöhnlich große Embryonen bei wenig reichem Material leicht das Mittel heraufdrücken, sowie der Zufall dem Forscher einige ungewöhnlich kleine Embryonen in die Hände spielen und das Mittel herabdrücken kann. Ich wende mich einzig gegen die genannte aufsteigende Reihe und ziehe allerdings damit die ganze Theorie in Frage.

Ich will vorausschicken, daß es schwer fällt, den Beweisweg mit Zahlenmaterial anzutreten; denn die Zahlen, wie sie Kammerer und mir zu Gebote stehen, entsprechen nicht ganz den natürlichen Verhältnissen, da wir bei den nicht ausgewachsenen, künstlich geborenen Föten nicht wissen können, welche Länge und welches Volumen sie auf normalem Wege erreicht hätten. Ich will daher auch nicht mit bestimmten Zahlen aufrücken, sondern auf anderem Wege suchen, der Reihe beizukommen.

Nach Kammerers Theorie und Befunden wächst mit der Steigerung der Seehöhe der Quotient „Embryo : Muttertier" oder $\frac{E.}{MT.}$. Es fehlen uns die Angaben Kammerers über das Muttertier; darum ziehen wir alle drei Fälle in Betracht, in denen $\frac{E.}{MT.}$ wachsen kann, wie es Kammerer z. B. für Salam. atra vom Quotienten $21\frac{1}{2}$ Proz. auf 24 Proz. anführt:

1) wächst bei unverändertem Divisor (MT.) der Dividend (E.); d. h. der Embryo wird mit zunehmender Seehöhe größer geboren, während das Muttertier sich gleich bleibt;

2) schwindet bei unverändertem Dividend (E.) der Divisor (MT.); d. h. von den kleineren, schwächlicheren Muttertieren der höheren Lagen können die gleich kräftigen Embryonen geboren werden wie von den stärkeren Weibchen der tieferen Lagen;

3) ändern sich sowohl Dividend als auch Divisor, und zwar wächst der erstere (E.), während der letztere schwindet (MT.), d. h. je kleiner die Muttertiere werden, desto größer und kräftiger werden die Embryonen, die sie werfen.

Am meisten für sich hat von diesen drei Punkten der erste, und ich will auch seine Gültigkeit für Salam. maculosa, aber nur für diese, zugeben. Desgleichen spreche ich dem zweiten und dritten Punkt ihre Richtigkeit für Salam. maculosa nicht ab; denn in gleichem Maße, wie der Embryo an Größe zunimmt bezw. das Muttertier abnimmt, kann die Zahl der Embryonen schwinden und dadurch eine Mehrbelastung des Uterus aufgehoben werden.

Wesentlich anders gestaltet sich aber die Sache für Salam. atra. Ich will KAMMERERS eigene Angaben ins Feld führen; nach seiner Tabelle kommen von 1050 m Seehöhe an in keinem Falle mehr als 2 Hauptembryonen (in KAMMERERS Sinn) vor und trotzdem steigert er das Wachstum des Embryos noch von 22 Proz. auf 24 Proz. Diesem zunehmenden Faktor kann er keinen abnehmenden mehr gegenüberstellen, weil die Embryonenzahl schon auf das Minimum gesunken ist: der Uterus würde um das mehr in Anspruch genommen; er würde mit der Zeit leistungsfähiger. Warum soll aber diese vergrößerte Leistungsfähigkeit des Uterus erst mit dem Moment einsetzen, da kein kompensierender Faktor mehr vorhanden ist? Warum soll sie nur einem einzelnen, zum Embryo sich entwickelnden Ei zugute kommen und nicht auch einem Zwilling oder Nebenembryo, oder ist etwa in dieser Seehöhe die Befruchtung eine andere, d. h. weniger weitgehende geworden?

Bezüglich der Punkte 2 und 3 muß zugegeben werden, daß bei zunehmender Seehöhe mit den immer ungünstiger sich gestaltenden Lebensbedingungen eine Verkümmerung sehr wohl denkbar ist, und auch ich fasse Salam. atra als Kümmerform der Salam. maculosa auf. Wie aber eine Art verkümmern, degenerieren kann, ohne daß nicht auch ihr Fortpflanzungsvermögen in Mitleidenschaft gezogen wird, ist mir noch nicht klar. Wenn ich übrigens meine Vermessungen betrachte, so komme ich zur Ueberzeugung, daß eine Verkümmerung der Muttertiere oder ein Größerwerden der Embryonen mit zunehmender Seehöhe nicht konstatiert ist, und daß ebenso eine fortschreitende Reduktion der Embryonenzahl noch nicht nachgewiesen ist. Die Art Salamandra atra ist ja ohne Zweifel in Degeneration begriffen; diese Degeneration ist aber kaum in ihren Etappen derart nachzuweisen, wie dies KAMMERER mit den Volumverhältnissen versucht hat. Denken wir der Einfachheit halber nur an die Sonnen- und Schattenseite eines Berges, so wird uns klar, daß auf dem gleichen Höhengürtel innerhalb eines beschränkten Wohnbezirkes die biologischen Verhältnisse grundverschieden sind und die Verkümmerung, wenn überhaupt von einer solchen gesprochen werden kann, eine abweichende sein muß, daß also jegliche Abstufung nach der Höhenlage sich verwischen muß. Wenn ich auch nicht zweifle, daß sich auf einem solchen Wege Verwandtschaftsbeziehungen zwischen beiden Arten aufstellen lassen, so will mir doch der Weg, vom Gesichtspunkt

der Volumverhältnisse aus an diese Frage heranzutreten, als nicht der günstigste erscheinen.

Auf dem Standpunkt der Annahme, daß der Uterus der Salam. atra stärker beansprucht und somit auch leistungsfähiger sei, steht SCHWALBE. Er sagt: „Wir haben also das Verhältnis zwischen dem einzigen Embryo eines Uterus und dem Muttertier rund wie 2800 : 12 100, also 28 : 121 = 23 Proz. (von Nebenembryonen abgesehen). Daraus geht hervor, daß der Fruchtsack von Salam. atra durch den einzigen Embryo in ungleich höherem Maße in Anspruch genommen wird, als der der Salam. maculosa durch die vielen Embryonen.“

Versuchen wir den Gegenbeweis gegen eine Verallgemeinerung dieses Falles mit SCHWALBES eigenen Zahlen. Die von KAMMERER und mir akzeptierte SCHWALBEsche Volumberechnung der Muttertiere und Embryonen ist nichts anderes als die Raumberechnung eines vierseitigen Prismas.

Welcher Bruchteil muß nun dem die Embryonen bergenden Rumpf zugewiesen werden? Wenn KAMMERER als Geschlechtsunterschied angibt, beim ♂ sei der Schwanz länger als der Rumpf, beim ♀ umgekehrt, und wir den Kopf noch in Berechnung ziehen, so gehen wir wohl nicht stark fehl, wenn wir, um eine runde Zahl zu nehmen, für den Rumpf die Hälfte des ganzen Körpervolumens, also 50 Proz., beanspruchen und die anderen 50 Proz. für Kopf und Schwanz außer acht lassen. Birgt nun dieser zu 50 Proz. gewertete Rumpf 2 Embryonen, so nehmen dieselben nach SCHWALBE zusammen 46 Proz. in Anspruch; für alle übrigen Organe des Rumpfes bleiben noch 4 Proz., fürwahr ein kleiner Raum für Leber, Lunge, Magen, Darm, Ovarien etc. zusammen. Zögen wir zu einer derartigen Rechnung Fälle in Betracht, wie No. 6, 11, 13 oder 15 unserer Tabelle, wie spärlich wären dann erst die Organe des Rumpfes mit Raum bedacht!

Um nicht mißverstanden zu werden, will ich betonen, daß ich die angeführten Zahlen SCHWALBES nicht bezweifle; ist mir doch aus dem MT. No. 24 der Tabelle ein annähernd so großer Embryo unter das Maß gekommen. Ob dessen ungewöhnliche Größe ungünstig einwirkte auf den anderen Uterus, der den einzigen E I seiner Reihe aufwies und mit all dem Nahrungsdotter es nur auf 5,2 Proz. brachte, bleibe dahingestellt. Es wäre interessant gewesen, von SCHWALBE in diesem Falle über den Stand des anderen Uterus aufgeklärt zu werden, ob er nicht etwa ein Analagon zu unserem MT. 24 gebildet hätte. Ich bin geneigt, dies auf folgende

kleine Rechnung hin anzunehmen: der 50 mm lange Schwalbesche Embryo hat unzweifelhaft seinen Schwanz umgeschlagen und damit seine auf 7,5 mm gewertete Dicke um, wenig gesagt, $1^1/_2$ mm gesteigert. Für den anderen Uterus verbleiben von den 12 mm Dicke des MT. noch 3 mm, was ungefähr der Breite des leeren Uterus entspricht. Daraus geht auch hervor, daß in einem MT. von 12 mm Breite nie 2 Embryonen zu je 7,5 mm Breite bezw. Höhe nebeneinander Platz fänden.

Schwalbes 23 Proz. entsprechen also nicht normalen Verhältnissen und sie dürfen daher nicht zur Ableitung von Verwandtschaftstheorien verwendet werden, indem man sie verallgemeinern wollte.

2. Die Lage des Embryos gegenüber dem Muttertier.

Schon v. Schreibers hebt hervor, daß im allgemeinen die Längsachse des Embryos mit derjenigen des Muttertieres übereinstimmt, daß dabei kraniale oder kaudale Lage möglich ist. Schwalbe bezeichnet die kraniale Lage als „die bei weitem häufigere“. Meine Befunde geben Schwalbe Recht, und zwar auch darin, „daß eine vollständige Drehung des Embryos aus der ursprünglichen Lage in die entgegengesetzte erfolgt“. Ich hatte wiederholt die Gelegenheit zu beobachten, daß der Embryo während der Sektion seines Muttertieres seine bisher innegehabte Lage wechselte. Es ist daher auch leicht möglich, daß schon vor der Sektion, bei noch geschlossenem Mutterleib, infolge der krampfhaften Krümmungen und intensiven Entrinnungsversuche aus dem betäubenden Medium, der Embryo seine Lage wechselt, was dann leicht zu einem falschen Schluß führen könnte. Ich unterlasse daher, auf eine Statistik der Lage einzutreten oder sogar den Schluß zu ziehen, ob die kraniale oder kaudale Lage dem sich entwickelnden Embryo bekömmlicher sei. Einer solchen Behauptung könnten wir entgegenhalten, daß, wie auch unsere Tabelle ergibt, bei Zwillingen meist der eine Embryo kranial, der andere kaudal gelagert war, und daß einmal der kaudale, das andere Mal der kraniale seinen Zwillingsbruder an Größe übertraf.

Daß der Schwanz der Embryonen gegen den Körper zurückgebogen ist, wie v. Schreibers und Schwalbe hervorheben, ist begreiflich, wenn wir für die größeren Embryonen als Körperlänge fast das Doppelte der Uteruslänge messen.

3. Das Verhältnis der Kiemenlänge zur Körperlänge des Embryos.

Der Vergleich von 78 Embryonen der Serien II, III und IV ergibt folgendes:

Die Kiemenlänge nimmt konstant zu, um bei einer Körperlänge von 37—38 mm das Maximum von 15—18 mm zu erreichen. Sie bleibt dann ungefähr die gleiche bis zu einer Körperlänge des Embryos von ungefähr 43—45 mm, um dann rasch abzunehmen bis zum Schwund der Kiemen. Also erreichen die Kiemen ihr Längenmaximum bei den E III, d. h. zu einer Zeit, da im Uterus kein Dotter mehr vorhanden. Sind die Kiemen im Schwinden begriffen, was, wie ich unten nachzuweisen suche, ziemlich rasch erfolgt, so läßt die Geburt nicht mehr lange auf sich warten. Diese beiden Tatsachen beweisen uns die Funktion der Kiemen als nahrungaufnehmende Organe.

Anderer Ansicht über Wachstum und Rückbildung der Kiemen ist Czermak (14). Er schreibt p. 12: „Ehe nun dieses in den Magen aufgenommene Nahrungsmittel (Nahrungsdotter) aufgezehrt ist, haben die Kiemen ihren höchsten Grad der Entwickelung erreicht. Ich möchte diesen Zeitpunkt der vollkommenen Kiemenentwickelung als die Hälfte der Schwangerschaft bezeichnen, da die äußeren Respirationsorgane ebenfalls einer längeren Zeit, mehrere Wochen, zu ihrer Rückbildung bedürfen, wie ich es an Embryonen, die in dieser Periode herausgenommen und im Wasser gehalten wurden, beobachtet habe.“ Ob Czermak darin recht hat, aus dem Verhalten von in Wasser gehaltenen Embryonen den Schluß zu ziehen, daß auch im Uterus die Rückbildung der Kiemen einer längeren Zeit bedürfe, ist um so mehr der Diskussion wert, als M. de Chauvin und Kammerer ein Abwerfen der alten Kiemen und eine Neubildung von an das Wasserleben angepaßten Kiemen konstatiert haben. Wir müssen dabei wohl unterscheiden zwischen demjenigen Stadium, auf dem die Kiemen in voller Funktion ihr Längenmaximum beibehalten, und dem Reduktionsstadium. Es ist ganz undenkbar, daß die Kiemen ihr Maximum erreichen und sich sofort wieder reduzieren zu einer Zeit, wo dem großen, auswachsenden Embryo die meiste Nahrung zugeführt werden muß, wo ihre hinreichende Größe am meisten Wert hat. Sagt doch auch Schwalbe: „In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft, sobald sich die einzelnen Kiemen vollkommen entwickelt haben, spielen diese eine hervorragende Rolle.“ Wie können sie aber

eine solche Rolle spielen, wenn sie „längere Zeit, mehrere Wochen“, in Rückbildung begriffen sind?

Gehen wir der Sache noch tiefer auf den Grund, so handelt es sich um die Frage: gehen die Ernährung durch Aufnahme von gefressenem Nahrungsdotter und die Ernährung durch die Kiemen nebeneinander her oder tritt letztere erst ein, wenn erstere aufgehört hat resp. im Aufhören begriffen ist?

Czermak vertritt die erste Ansicht, sonst wäre ja der höchste Grad der Kiemenentfaltung zu einer Zeit, da noch Dotter verschlungen werden kann, nicht verständlich. Meine statistischen Ergebnisse zwingen mich zur zweiten Ansicht, und ich werde darin bestärkt durch folgende Erwägung: Nach Czermaks Ansicht wirken zwei Faktoren nebeneinander, die Nahrungsaufnahme durch den Mund und durch die Kiemen. Der zweite Faktor erreicht das Maximum seiner Arbeitsleistung in der maximalen Entfaltung der Kiemen zu einer Zeit, wo der erste Faktor noch in Betracht kommt. Fällt der letztere dahin, d. h. ist der Nahrungsdotter aufgezehrt, so muß notwendigerweise der zweite Faktor an Leistungsfähigkeit zunehmen, wenn die gleiche Wirkung, eine genügende Ernährung, erzielt werden soll. Wie ist dies aber möglich, wenn die Kiemen schon zu der Zeit das Entwickelungsmaximum erreicht haben, wo noch Nahrungsdotter aufgenommen werden kann?

Ich halte darum daran fest, daß Wachstum und Rückbildung der Kiemen durch eine Zeit ausgiebiger Funktion getrennt sind, und daß die Kiemen erst dann zu schrumpfen beginnen, wenn sie nicht mehr notwendig sind, d. h. „kurz vor der Geburt oder auch wohl erst infolge derselben“ (Schwalbe).

Wahrscheinlich ist Czermak zu seiner Ansicht gekommen, indem er aus wenigen Befunden seine Schlüsse zog. Es treten nämlich in der Kiemenentwickelung überaus starke Schwankungen auf, von denen ich, um Czermaks Ansichten einigermaßen zu rechtfertigen, einiges Wenige ausführen will. In der Wachstumsperiode sind die Schwankungen gering, werden dann aber häufiger. Es kann in der aufsteigenden Reihe ein ungefähres Verhältnis zwischen Kiemen- und Körperlänge herausdividiert werden; in der fortlaufenden und absteigenden Linie aber hält es schwer. Davon einige Beispiele:

künstlich geborener Embryo mit 48 mm Körperlänge und 18 mm Kiemenlänge;

künstlich geborener Embryo mit 48 mm Körperlänge und 21,5 mm Kiemenlänge (nach Kammerer);

natürlich geborene Embryonen mit 45—53 mm Körperlänge ohne Kiemen;

künstlich geborener Embryo mit 55 mm Körperlänge und 6 mm Kiemenlänge;

künstlich geborener Embryo mit 50 mm Körperlänge mit 3 kleinen Knötchen;

künstlich geborener Embryo mit 50,5 mm Körperlänge und 18,5 mm Kiemenlänge (nach KAMMERER).

HYRTL (26) hat an einem Embryo bis zum Schwanz reichende Kiemen getroffen. KAMMERER und mir ist keine solche Monstrosität begegnet.

4. Die Eientwickelung und ihre Beziehung zur Trächtigkeit.

Wenn ich hierbei nur „vom Ovarium" spreche statt von zwei Ovarien, so hat dies seinen Grund darin, daß im allgemeinen die Eientwickelung in den beiden Ovarien zu gleicher Zeit anhebt und gleichmäßig fortschreitet, so daß wir, besondere bevorzugte Eier, von denen später die Rede sein soll, ausgenommen, in beiden Ovarien die gleichen Entwickelungsstufen antreffen. In keinem einzigen Falle fand ich das Ovarium der einen Seite in der Hauptsache aus $^1/_8$-Eiern, das Ovarium der anderen Seite des gleichen Tieres in der Hauptsache aus $^3/_4$-, $^7/_8$- oder völlig reifen Eiern herangebildet. Ich könnte daher auch nicht einen einzigen Fall anführen als Beweis für die Auffassung CZERMAKS: „Ich meine, daß bei der aufhörenden Verrichtung des Uterus der einen Seite, durch stattgefundene Ausscheidung des Embryos, die Tätigkeit des Eierstockes wieder sich hervorhob, und auf diese Weise eine neue Einsaat geschah."

Es ist allerdings richtig und auch aus unserer Tabelle ersichtlich, daß bei der Trächtigkeit von Embryonen der gleichen Entwickelungsstufe bei verschiedenen Muttertieren die Eier nicht gleich weit entwickelt zu sein brauchen, daß also nach erfolgter Einsaat in den Uterus die Eibildung im Ovarium bei dem einen Weibchen bald, bei dem anderen verzögert anheben kann. Die Hauptsache hierbei ist jedoch, zu konstatieren, daß während der Trächtigkeitsperiode die Eibildung ihren Fortgang nimmt, daß bis zum Ende der Embryonalentwickelung, wenn auch nicht alle, so doch ein Teil der Eier vollends herangewachsen sind, um unmittelbar nach erfolgter Geburt zur Einsaat bereit zu sein.

Czermak sagt ebenfalls: „Während dem Fortschreiten der Entwickelung des Embryos im Uterus beginnt neuerdings eine bestimmte Anzahl Eichen zu wachsen, schmutzig-gelb zu werden, sich daher zu einer neuen Einsaat vorzubereiten, die wohl kurz nach der Geburt des entwickelten Tieres erfolgen mag." Weil also die Embryonenentwickelung und die Eierentwickelung nicht nacheinander, sondern nebeneinander erfolgen, kann sich eine Trächtigkeitsperiode unmittelbar an die andere anschließen. Ich suche in diesem Umstand den Grund dafür, daß wir zu jeder beliebigen Jahreszeit die meisten der geschlechtsreifen Salamanderweibchen trächtig (im allgemeinen Sinne des Wortes) antreffen. So gibt auch Kammerer in seiner Tabelle p. 245 für seine Serien VI—XIII 74 Proz. der geschlechtsreifen ♀ als trächtig an.

Wir betonen, daß nicht alle, sondern nur ein Teil der Eier bis zur Geburtsreife des Embryos heranwachsen; denn während ein Teil der Eier als $^1/_8$-Eier taxiert werden muß, hat ein anderer die Stufe $^1/_2$ oder $^3/_4$ erreicht. Auch Czermak schreibt: „Mit dem Wachstum des Individuums wachsen auch die einzelnen Eier; allein das Wachstum beschränkt sich nur auf eine gewisse Anzahl derselben, so daß man in einem Ovarium hirse- bis hanfkorngroße, ja noch größere Eier antrifft." Die Zahl dieser „bevorzugten" Eier kann eine so verschiedene sein, so verschieden die Gesamtzahl der Eier in den Ovarien ist. Es drängt sich nun die Frage auf: Treten diese bevorzugten Eier als besondere Gruppe, in besonderer Einsaat, in den Eileiter und den Uterus, die weniger entwickelten im Ovarium zurücklassend, oder erfolgt eine Gesamteinsaat sämtlicher reifer und unreifer Eier des Ovariums? Es ist ja wirklich verführerisch, das einzige $^7/_8$-Ei unter den $^1/_4$-Eiern des rechten Ovariums im MT. 6 unserer Tabelle in den Uterus wandern und daselbst sich befruchten zu lassen, während die übrigen $^1/_4$-Eier noch einige Zeit im Ovarium bleiben, größer werden und als „Haupteinsaat" sich nachschieben, um als Embryotropheichen dem sich inzwischen aus dem bevorzugten $^7/_8$-Ei entwickelten Embryo zur Nahrung zu dienen. Ebenso hübsch könnte man die beiden $^1/_2$-Eier bei MT. 20 als zur Befruchtung bevorzugt und zu Zwillingen oder Haupt- und Nebenembryo sich entwickelnd betrachten, während die übrigen gleichzeitig nachreifen und als Nachzügler in den Uterus gelangen. Wir stünden damit auf dem gleichen Boden wie Schwalbe, der annimmt, es gelangen 40—50 Eier innerhalb eines Ovariums gleichzeitig zur Reife. Ich bin indessen geneigt, die Ovulation nicht als eine teilweise, sondern

als eine gesamthafte zu betrachten: 1) fand ich bei den trächtigen (zum Unterschied von den hochträchtigen) Tieren keine bevorzugten Eier, sondern, um mit CZERMAK zu sprechen: „Kurz nach geschehener Einsaat sind die Eichen im Eierstocke einander gleich, das Ovarium hat seine geebnete Gestalt wieder erlangt und ist dadurch einem jugendlichen Ovarium ähnlich geworden"; 2) sollte es doch bei so vielen Muttertieren wenigstens einmal möglich gewesen sein, ein einzelnes oder mehrere solcher in besonderer Einsaat eingewanderter oder bevorzugter Eier im Uterus oder Eileiter zu treffen. Es ist mir aber kein solcher Fall unter die Schere gekommen und ebenso ist mir, ein Uebersehen natürlich vorbehalten, aus der einschlägigen Literatur kein solcher Fall bekannt geworden.

Auf den ersten Blick hin erscheint uns dieses Verhalten als wenig selbstverständlich und als kein besonders haushälterisches Verfahren der Mutter Natur, da die unreifen kleinen Eier weniger Dotter liefern und somit die Nahrungsmenge des Embryos schmälern. Und doch könnte für die Erhaltung der Art nicht besser gesorgt sein! Den Einfluß des Dottermangels verwischt die nachträglich einsetzende Kiementätigkeit; damit aber die reifen Eier nicht noch bis zur völligen Reife der „Nachzüglereier" nutzlos im Ovarium verharren müssen, wird der Eintritt der neuen Trächtigkeitsperiode beschleunigt, was für die Fortpflanzung des Tieres während eines kurzen Sommers von großem Wert ist.

Ich möchte also, statt die Lage als ausschlaggebend zu betrachten, eher die Befruchtung als vom Reifungsgrad der Eier abhängig bezeichnen. „Reif aber ist das Ei nur dann, wenn es eine bestimmte, für die Species nur in unwesentlichen Varianten schwankende Größe erreicht, eine bestimmte Masse von Dotter im Eileibe meist mit mehr oder weniger auffallender peripherer Verlagerung des Keimbläschens aufgespeichert und die Richtungskörperchen oder Polzellen abgeschnürt hat" (BONNET, 4). Im Abschnitt Terminologie habe ich $^1/_8$-, $^1/_4$-Eier etc. unterschieden und dabei vorerst nur die Größe in Betracht gezogen. Diese Abstufung möchte ich nun mit der Reifung in engen Zusammenhang bringen.

Ich fand nämlich in den Embryonen, die noch keinen Nahrungsdotter aufgenommen hatten, meist einen ansehnlichen Dotterbauch, der darauf schließen läßt, daß nur große Eier, die das Maximum ihres Wachstums entweder erreicht haben oder dann ihm sehr nahe stehen, zur Entwickelung gelangen. Ich halte daher

für wahrscheinlich, daß in der Entwickelung des Eies die Reifung mit dem Wachstum Schritt hält, daß also nur die größten Eier zur Befruchtung und Entwickelung gelangen.

Es wird sich nun allerdings fragen, ob nicht auch unreife Eier befruchtet werden können oder ob nicht vielleicht Parthenogenesis möglich sei. Zur ersten Frage sagt BONNET, sich auf künstliche Befruchtungsversuche stützend: „Bei Wirbellosen, sowie bei Wirbeltieren wissen wir, daß in der ganzen Tierwelt **nur reife** Eier entwickelungsfähig sind“ (Original gesperrt gedruckt). Die Richtigkeit dieses Satzes wird durch die Befruchtungsversuche BORNS (6) bewiesen. Bei reifen Eiern tritt nach GRÖNROOS (22) und BORN bei Triton taeniatus die erste Furche 3—6 Stunden nach der Besamung auf, bei unreifen, der Bauchhöhle oder Tube entnommenen Eiern dagegen erst nach 9—12, ja oft erst nach 15 Stunden. An den unreifen Eiern ist nämlich wohl die erste Richtungs- oder Polspindel ausgebildet, aber das Plus an Zeit, welches sie bis zum Auftreten der ersten Furche brauchen, ist bedingt durch die Abschnürung der ersten und zweiten Polzelle, also die Vollendung ihrer Reife. Die unreif besamten Eier können erst befruchtet werden, nachdem sie vollkommen reif geworden sind.

In bezug auf die Parthenogenesis nimmt BONNET den gleichen, bestimmt verneinenden Standpunkt ein; er sagt: „Es besteht nach unserem gegenwärtigen Wissen keine Berechtigung, bei Wirbeltieren mit Einschluß des Menschen von parthenogenetischen Vorgängen zu reden.“

Die Zahl der in den Uterus gelangenden Eier wird so verschieden aufgefaßt wie die Zahl der befruchteten Eier. Von der ersten Sorte nehmen an: v. SIEBOLD 50—60, v. SCHREIBERS 20 und mehr, FATIO 10—25, SCHWALBE 40—50. Wenn ich auch in dieser Beziehung nicht über ein statistisches Material verfüge, so geben doch die von mir vorgenommenen Zählungen am meisten SCHWALBE recht. Doch sei auf die starken Schwankungen nach unten und oben aufmerksam gemacht; z. B. fand ich bei einem Muttertier der Serie IV im Uterus rechts 86, im Uterus links 72 Eier.

Bedeutend schwieriger gestalten sich die Angaben über die Zahl der befruchteten Eier. Ueber die ganz verschiedenen Annahmen habe ich im Anschluß an den geschichtlichen Rückblick auf die Atra-Erforschung zusammengefaßt; daher verweise ich, statt zu wiederholen, auf p. 10 zurück. Geben wir einmal SCHWALBE

recht und nehmen wir an, es werden alle in den Uterus gelangenden Eier befruchtet! Wir haben laut Tabelle für den Nebenembryo im linken Uterus des MT. 10 ein Volumen von 26,443 mm³ berechnet. SCHWALBE gibt p. 395 für einen reifen Fötus von Salamandra atra ein Gesamtvolumen von 2812,5 mm³ an. Nehmen wir dafür nicht dieses bedeutende, sondern ein viel geringeres, für uns ungünstigeres, mittleres Volumen von 1320 mm³ an, so könnten also 50 Eier zur Größe des erwähnten Nebenembryos heranwachsen, ohne daß der Uterus dadurch stärker belastet würde als durch den einzelnen Fötus; immerhin vorausgesetzt, die Ovulation finde innerhalb kurzer Frist statt, so daß nicht etwa ein einzelner Embryo sich vorausentwickeln und die Raumverhältnisse für die Nachzügler ungünstiger gestalten kann. Ich habe schon an anderer Stelle versucht, diesen Einwand als nicht stichhaltig hinzustellen. Nun kann ich nicht verstehen, warum von allen befruchteten Eiern nur 1—2 bevorzugt sein sollen und alle anderen trotz der günstigen Raumverhältnisse zu Dotterbrei zerfließen müssen. Ich muß daher an der Richtigkeit der Annahme zweifeln, daß sämtliche in den Uterus gelangenden Eier befruchtet werden, entsprechend den Verhältnissen der Salamandra maculosa. Noch ein anderer Punkt scheint mir dagegen zu sprechen. SCHWALBE sagt p. 362 über die von einem Hauptembryo verschluckte Dottermasse: „Was ich besonders hervorheben möchte, ist das Vorhandensein reicher, gut tingierter Zellkerne in dieser Masse, welche einzeln, zerstreut oder in Gruppen gefunden werden. Dieselben rühren aber nicht, wie ich nochmals betonen möchte, von roten Blutkörperchen her.“ p. 392 fährt er fort, um seine Annahme, daß alle Eier befruchtet seien, zu begründen: „Für die Ansicht, daß auch die zum Dotterbrei zerflossenen Eier der Salam. atra nicht nur befruchtet worden sind, sondern sich sogar bis zu einer gewissen Stufe weiter entwickelt haben, sprechen die zahlreichen Kerne und Kern- bezw. Zellgruppen, welche man an tingierten Präparaten sowohl innerhalb der vom Embryo verschluckten Dottermasse, als in dem den Embryo umspülenden Dotter nachweisen kann. Daß diese Kerne aber nicht etwa auf die extravasierten roten Blutkörperchen bezogen werden können, habe ich bereits oben erörtert. Sie können nur aus der Annahme, daß die Entwickelung der anfangs mit Embryonalhülle versehenen, später zerfließenden Eier innerhalb jener Hülle mindestens bis zum Ablauf des Furchungsprozesses bezw. zur Bildung von Keimblättern geführt haben, verstanden werden. So sind die zum Dotterbrei

zerfließenden Eier der Salam. atra befruchtete Abortiveier, einige derselben erhalten sich in seltenen Fällen noch selbständig, aber abgestorben, bis zur Geburt des Hauptembryos, ein oder zwei liefern auch wohl einen Nebenembryo, der aber gleichfalls nicht lebensfähig, überdies vielfach mißgebildet ist.“

Ich muß Schwalbe recht geben in dem Punkte, daß diese tingierten Kerne nur in befruchteten Eiern sich bilden; denn so viele, dem Ovarium entnommene Eier ich auch schneiden mochte, diese Kernbildung fand ich nie: es fehlte die Befruchtung. Ferner muß ich Schwalbe zustimmen, daß sich diese Kerne in der Dottermasse befruchteter Eier, also in Abortivembryonen, bilden. Den Beweis dafür liefert uns Fig. 29. Der dem Embryo leibeigene Dotter, wenn ich ihn so nennen darf, zeigt diese Kerne, weist überhaupt ganz die gleichen Verhältnisse auf, wie sie Schwalbe für den verschluckten Dotter angeführt hat. Also bildet der Dotterentoblast des Embryos solche tingierte Kerne, und zwar, was ich besonders betonen möchte, in nicht geringer Zahl. Der naheliegende Schluß ist nun der, den Schwalbe gezogen hat: die im Dotterbrei enthaltenen Kerne sind im Dotterentoblast von Abortivembryonen gebildet und nach Auflösung der Embryonen dem Nahrungsdotter beigemengt worden.

Ich unterstütze demnach die Ansicht Schwalbes, daß die im Dotterbrei vorhandenen Kerne sicher schließen lassen auf die Befruchtung einer größeren Zahl von Eiern als Embryonen vorhanden sind, daß also zum Dotterbrei zerflossene Eier befruchtet waren. Aber über die Zahl dieser befruchteten und dann zerfließenden Eier läßt sich diskutieren. Nach meiner Ansicht geht Schwalbe zu weit, wenn er alle in den Uterus gelangenden Eier als befruchtet annimmt; denn wenn ein einzelner Embryo eine solch große Zahl von Kernen liefert, wie groß müßte dann ihre Menge sein bei einer solch großen Zahl von Eiern! Schwalbe sagt aber selbst p. 352—353: „An den Schnittpräparaten nimmt man ferner noch kernhaltige Elemente vereinzelt[1]) wahr, welche aber nicht den roten Blutkörperchen gleichen.“

Ich bin daher geneigt, mit Fatio die Zahl der befruchteten Eier als eine beschränkte zu betrachten. Dieser Zahl aber so bestimmte Schranken zu setzen, wage ich um so weniger, als mir Beobachtungen über Sperma im Uterus fehlen.

---

1) Original nicht gesperrt gedruckt.

Der Vollständigkeit halber muß ich noch die Abortiveier erwähnen (s. Terminologie p. 11), die sich hin und wieder in ansehnlicher Größe neben den Embryonen und dem Dotterbrei vorfinden. Wenn auch die Abortiveier ihre Konsistenz bewahrt haben, so sind doch Merkmale, die auf eine Befruchtung schließen lassen, nicht wahrzunehmen. Sie tragen noch ganz den Stempel des Rätselhaften an sich und drängen uns verschiedene, überaus heikle Fragen auf:

Sind solche Eier, wenn noch nicht reif, imstande, das Reifestadium im Uterus zu erreichen?

Werden sie nachträglich noch befruchtet?

Liefern sie uns in diesem Falle die in der Entwickelung stark zurückstehenden Abortivembryonen oder mengen sie sich, zerfließend, dem Dotterbrei bei?

Gelangen solche Eier vielleicht als Nachzügler, erst nach dem Zerfließen der Eier des Hauptschubes, in den Uterus, so daß ich mit meiner Annahme einer einzigen gesamthaften Ovulation doch nicht recht hätte?

Mein Material setzt mich außerstande, in der Beantwortung dieser Fragen mit mehr als bloßen Vermutungen aufzuwarten. Ich muß mich deshalb damit begnügen, an diesem Orte die Fragen gestellt zu haben.

Beobachtungen über entsprechende „Arbeitsteilung" in Embryonal- und Embryotropheier hat Glaser (20) an der Schneckenart Fasciolaria tulipa var. distans gemacht und unter dem Titel „Kannibalismus" publiziert. Das Tier legt seine Eier in Kapseln von 1—2 cm Durchmesser auf Austernschalen ab. In einer Kapsel finden sich 2000 und mehr Eier. „Von diesen Eiern ist aber nur eine ganz kleine Zahl befruchtet. Beinahe alle bleiben länger im Stadium liegen, in dem sie abgelegt wurden, sogar das Keimbläschen bleibt während 4—5 Tagen ganz unverändert. Mittlerweile hat sich die kleine Anzahl befruchteter Eier zu Larven entwickelt, die jetzt durch heftige Cilienbewegungen sich selbst sowohl als die in dem Kapselschleim verteilten unbefruchteten Eier zu einem dichten Haufen in der Mitte zusammentreiben. Dort werden die Eier dann von den Embryonen in ganz unglaublicher Quantität verzehrt. Eine mittelmäßig große Larve, die ich öffnete und deren Inhalt ich zählte, enthielt über 300 Eier; viele enthalten zweifellos mehr." Glaser hält die unbefruchteten Eier, die auch künstlich nicht befruchtet werden können, die nicht auf Chemikalien reagieren und sich gegenüber den Spermatozoen voll-

ständig teilnahmlos verhalten, als unvollkommen oder als eine besondere Sorte, wie denn auch Fasciolaria zwei Sorten von Spermien hat[1]).

Brooks (11) beobachtete die Kapseln der Urosalpinx cinerea und fand, daß sich normalerweise von den 6—20 Eiern alle entwickeln, daß aber zuweilen etliche derselben degenerieren und von den gesunden Larven als Nahrung gebraucht werden.

Mc Murrich (34) berichtet von Crepidula fornicata, C. plana und C. convexa, daß sich ihre Eier teilweise auflösen und von den gesunden Embryonen verschlungen werden. Dies zeigt sich noch ausgesprochener bei Purpura floridana.

Carpanter (12) und Selenka (44) finden in der Entwickelung von Purpura lapillus, daß von 500—600 Eiern sich 12—30 zu Embryonen entwickeln, während der Rest sich unregelmäßig in 14—20 Teile teilt.

Eine höchst merkwürdige Sonderung der Eier beschreibt Giardina (19) beim Wasserkäfer Dytiscus marginalis. Das Oogonium ist von interstitiellen Follikelzellen umgeben. Aus ihm geht durch mitotische, zwei- oder dreimalige Teilung das Ovogonium hervor, das sich streng synchronisch in 4 Malen in eine Gruppe von 16 Zellen teilt. Davon stellt eine die Eigroßmutterzelle dar und bildet mit den übrigen 15 Nährzellen zusammen eine „Rosette". Alle Nährzellen stehen durch kurze plasmatische Stiele mit der Großmutterzelle des Reifeies in direkter Verbindung und besorgen dadurch deren Ernährung. Alle Rosetten nun, die nicht in einer bestimmten Richtung orientiert sind, werden als Abortivrosetten absorbiert.

Auch bei den Hemiptera und vielen Coleoptera soll es zur Sonderung der Gonocyten in künftige Reifeier und in Abortiveier kommen.

5. Die Periodik der Trächtigkeit.

Es handelt sich namentlich darum, die Zahl der Trächtigkeitsperioden festzustellen. v. Siebold hat dafür den Ausdruck „mehrmals", Czermak „wenigstens zwei", M. de Chauvin „zwei bis drei", Wiedersheim „mehrere", Kammerer „jährlich zwei als das Normale, Ursprüngliche".

Von Bedeutung sind die Befunde aus Serie I, die uns die Frage aufdrängen: Führen die 5 E III aus den hochträchtigen

1) Vgl. damit die Ansichten Czermaks und v. Siebolds (p. 7 bezw. 8).

MT. und die Eier des MT. 9 bis zum Erwachen aus dem Winterschlaf ihre Entwickelung zur Geburt bezw. Ovulation ohne Unterbruch zu Ende oder treten die Gebilde mit Beginn des Winterschlafes in ein Ruhestadium über, um die Entwickelung nach dem Erwachen zu vollenden? Der total frische Zustand der herausgeschnittenen Embryonen und Eier läßt das erste als wahrscheinlich annehmen. Untersucht man jedoch das Muttertier, so kommt man in Anbetracht der stark herabgesetzten Funktion aller Organe zur gegenteiligen Ansicht und zwar um so mehr, als bei höher stehenden Tiergruppen dasselbe konstatiert ist. Nehmen wir nun den Unterbruch in der Entwickelung als Tatsache hin, so wird es sich noch fragen, ob damit eine Reduktion der Fortpflanzungsprodukte verbunden ist. Backow (1) sagt p. 398: „Während des Winterschlafes tritt eine Rückbildung der Genitalien bei den Schnecken nicht ein.“ Meine Befunde lassen mich geneigt sein, dies auch für unser Tier anzunehmen. Es könnte also im Frühling die Weiterentwickelung beginnen, ohne daß zuvor irgendwelche Verluste gedeckt werden müßten; sie hätte nur Angefangenes zu vollenden. Wir haben somit bald nach dem Ende des Winterschlafes zwei Entwickelungsstadien auseinander zu halten:

1) herangewachsene Embryonen, zur Geburt bereit;
2) reife Eier, zur Einsaat bereit.

Die einen Muttertiere schließen daher ihre Winterperiode bezw. beginnen ihre Frühjahr-Sommerperiode mit der Geburt von Embryonen und daran anschließend mit der Entwickelung des zweiten Wurfes, während andere Weibchen den ersten Wurf zur Entwickelung bringen. Dieser Frühjahr-Sommer-Trächtigkeitsperiode, deren Anfang Czermak auf Anfang Mai bis zweite Hälfte Juni festsetzt, gehören ohne Zweifel die Muttertiere der Serie II, sowie die hochträchtigen MT. der Serien III und IV an. Das Ende dieser Periode dürfte wohl auf Anfang bis Ende August angesetzt werden. Daran würde sich schließen die dritte bezw. zweite Trächtigkeitsperiode, die Herbstperiode, der die geschlechtsreifen und die trächtigen Weibchen der Serien III und IV zuzuteilen sind. Sie dauert bis in den Monat Oktober hinein, besser gesagt bis zum Beginn des Winterschlafes, und bildet für den einen Teil der Weibchen den Jahresabschluß der Fortpflanzung, während sich bei dem anderen Teil der Muttertiere die Entwickelung des ersten Wurfes für das nächste Jahr anschließen würde, die jedoch bald durch eine längere Pause sistiert wäre.

Im günstigsten Falle haben wir somit drei Trächtigkeitsperioden zu unterscheiden:

1) die getrennte Winter-Trächtigkeitsperiode, Oktober—Mai;
2) die Frühjahr-Sommer-Trächtigkeitsperiode, Mai—August;
3) die Herbst-Trächtigkeitsperiode, August—Oktober.

Daß zwischen den einzelnen Perioden keine scharfe Grenze gezogen werden kann, sondern daß sie ineinander übergreifen, ist aus den angeführten Daten unserer Serien ersichtlich und auch wohl begreiflich. Daß die Perioden in ihrer Beziehung zum Kalender starken Schwankungen unterworfen sind, liegt auf der Hand, wenn man bedenkt, wie hoch der Schnee oft noch Ende Mai auf Alpen und Voralpen liegt und wie die Berge oft schon Ende September „zu“ sind.

Vielleicht ist es einmal möglich, an Hand eines viel reicheren Materials, als es mir zu Gebote stand, bezüglich dieser Periodik der Trächtigkeit etwas Klarheit zu schaffen und sie in Beziehung zu bringen mit der Höhenlage. Wenn sich dabei in niederen Lagen drei, in höheren zwei Trächtigkeitsperioden pro Jahr herausstellen würden, so könnten vielleicht von diesem Gesichtspunkte aus die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Salam. atra und Salam. maculosa in Betracht gezogen werden.

6. Die Eileiter.

Wie schon erwähnt, fand ich bei allen Sektionen, ob sie nichtträchtige, trächtige oder hochträchtige Tiere betrafen, die Eileiter immer leer. Dieser Umstand spricht dafür, daß die Loslösung der Eier vom Ovarium und ihre Durchwanderung der Ovidukte kaum eine successive, sondern wohl eine gleichzeitige ist. Ich stütze meine Ansicht noch durch folgenden Befund: Faßte das Ovarium dem Reifestadium nahe Eier und enthielt der Uterus E III, so erwies sich der Eileiter als ein enger Schlauch. Zeigte sich aber der Uterus als weißer Ballen, gefüllt mit Abortiveiern oder geronnener Dottermasse, so war der Eileiter gedunsen. Dieser Zustand läßt darauf schließen, daß nicht Ei um Ei durchgeschlüpft ist, sondern daß die Leitungsbahn durch eine größere Masse gedunsen worden ist. Wir haben also ein drittes Merkmal, das für eine einheitliche Ovulation spricht.

Zusammenfassung.

1) Der Uterus der Salamandra atra ist ungefähr in gleichem Maße in Anspruch genommen wie derjenige der Salamandra maculosa.

2) Die Lage des Embryos im Muttertier, sei sie kranial oder kaudal, hat keinen nachweisbaren Einfluß auf die uterine Entwickelung.

3) Die Kiemen entwickeln sich bis zur Aufzehrung des Nahrungsdotters, um dann in voller Entfaltung als ernährende Organe so lange zu funktionieren, bis die Geburt ihr Dasein wertlos macht und zu ihrer Schrumpfung führt.

4) Die Entwickelung der Eier ist in beiden Ovarien eine gleichmäßige und geht zeitlich neben der Embryonenentwickelung einher. Obschon die Eier verschiedene Reifestadien erreicht haben, ist die Ovulation wahrscheinlich doch eine gemeinsame.

5) Das Weibchen macht jährlich in der Regel zwei, im günstigsten Falle drei Trächtigkeitsperioden durch.

6) Wahrscheinlich sind die Ovidukte nur Leitungsbahnen und erfahren durch die Ovulation eine vorübergehende Gedunsenheit.

V. Mikroskopische Untersuchungen.

Der Nebenembryo aus Muttertier No. 2 unserer Tabelle.

Er entstammt dem linken Uterus, wo er einem kranial gelagerten E IIb von 33 mm Länge und 1336 mm³ Totalvolumen, in spärlichen Dotter gebettet, beigegeben war. Die durch den Hauptembryo angelegte Schnittserie erwies seinen vollkommen normalen Bau; wir können deshalb von einer Besprechung dieses Hauptembryos Umgang nehmen und unser Augenmerk auf den Nebenembryo richten.

Seinen Habitus zeigt uns Fig. 1 (Ansicht von der Seite und von oben). Im Vergleich mit einem Normalembryo gleicher Länge (Fig. 2), fällt die außerordentlich starke Blähung auf; damit hängt denn auch das eigentümliche Verhältnis seiner Dimensionen zusammen: Länge 7 mm, Breite 5 mm, Höhe 4 mm, Gesamtvolumen 140 mm³ = 0,9 Proz. des MT. In Anbetracht dieser Zahlen bin ich geneigt, dem Embryo die Bezeichnung „Monstrum“ beizulegen, wie sie v. Siebold und Schwink anführen. Die gleiche monströse Aufblähung zeigt der Nebenembryo (N.) im linken Uterus des MT. 10 (s. Tabelle und Figg. 26, 28 u. 29). Dieser 4,3 mm lange Embryo hat eine Breite von 3,1 mm, während der zugehörige Hauptembryo (H.) nur 2 mm mißt; seine Höhe beträgt 2 mm und ist um nur 0,2 mm geringer als die Höhe des genannten Hauptembryos. Sein Gesamtvolumen beträgt 26,443 mm³.

Daß eine solche Aufblähung zum Monstrum bei Salamandra atra nicht allein dasteht, beweisen uns Roux (Entwickelungsmechanik) und His (25). Roux führt eine operierte Ranagastrula an und sagt: „Der Embryo ist ventral stark aufgebläht." His sagt: „Die ersten Veränderungen an abortiven (menschlichen) Embryonen äußern sich in einer starken Quellung der nervösen Zentralorgane, als deren Folgen mehr oder minder auffallende Umgestaltungen des Kopfes einzutreten pflegen." Ob in unserem Falle nicht auch von einer solchen „Quellung" gesprochen werden kann?

Der Kopf des Embryos mit den beiden großen Augen ist vom Rumpf nicht abgesetzt. Die Ventralseite läßt deutlich die Mundbucht erkennen. Sie ist kranialwärts weit und setzt sich kaudalwärts in eine enge Spalte fort. Die äußeren Kiemen sind als kleine, zottige Anhängsel im Anfangsstadium ihrer Entwickelung begriffen. Unter ihnen liegen die Ausmündungen der Kiemenspalten. Der Rumpf ist an seiner Dorsalseite stark gewölbt und mit zahlreichen Pigmentflecken besät, die sich deutlich von dem hellen Grau abheben. Den hinteren Abschluß des Körpers bildet ein ventral gerichteter, kurzer Schwanzstummel, der sich durch eine Furche von der abgeflachten Ventralseite absetzt. Er bildet die Fortsetzung der rechtsseitig konkaven Krümmung des ganzen Körpers. Von den Extremitäten ist das vordere Paar in Gestalt kurzer, schief aufwärts gerichteter Fortsätze angelegt, die an ihrem Ende noch keine Sonderung der Zehen erkennen lassen. Die hinteren Extremitäten sind als kaum bemerkbare Hervorwölbungen im Vergleich zu den Vorderextremitäten stark im Rückstand. Bei durchfallendem Lichte heben sich im Körperinnern das Medullarrohr und der Darm mit etwas unbestimmten Umrissen ab, die Medulla als ziemlich starker Bogen dem Rücken entlang ziehend, das Darmrohr als gerader Strang der Ventralseite genähert und mit ihr parallel verlaufend.

Ganz abgesehen vom Ergebnis der mikroskopischen Untersuchungen möchte ich diesen Embryo als abortiv bezeichnen. Der nur noch spärlich vorhandene Nahrungsdotter wäre von den beiden Embryonen wohl nach kurzer Zeit aufgezehrt gewesen. Ob aber innerhalb dieser Frist die Kiemen des Nebenembryos zu der Größe herangewachsen wären, die eine Ernährung durch die Kiemen möglich gemacht hätte, ist sehr fraglich. So halte ich als wahrscheinlich, daß dieser Nebenembryo infolge Nahrungsmangel, um vom beschränkten Raum gar nicht zu reden, bald verkümmert und zum Abortus geworden wäre. Im Gegensatz hierzu läßt seine Organi-

sation nicht auf einen nahen Tod schließen. Roux gibt uns Anhalt für eine Erklärung. Er beobachtete an Froschembryonen ganz bestimmte Merkmale der Degeneration. Zeigte nämlich ein Embryo an seiner Oberflächenschicht eine grobkörnige Beschaffenheit, hatten die Epithelzellen Kugelgestalt angenommen, so entwickelte sich der Embryo nicht mehr weiter. Roux nennt diese Erscheinung Framboisia embryonalis minor und sagt von ihr: „. . . . so diente mir das Auftreten dieser Erscheinung bald als wertvolles erstes Zeichen des Aufhörens der Entwickelungsfähigkeit und des kommenden Todes bei Embryonen in den früheren Stadien, in denen die noch fehlende Reflexerregbarkeit keine direkte Prüfung der Lebendigkeit gestattet." Roux kennt neben der Framboisia minor noch eine Framboisia embryonalis major, charakterisiert durch mit bloßem Auge wahrnehmbare Exkreszenzen. Er glaubt sie als ein Zeichen dafür auffassen zu müssen, daß einzelne Teile „vor ihrem Absterben noch eine Zeit lang wucherungsfähig sind und daher atypisch wachsen".

Unter Berücksichtigung dieser Angaben komme ich, wenn die starke Aufblähung der Körperhaut nicht als Framboisia embryonalis major gedeutet werden kann, zum Schlusse, daß der Embryo weder abgestorben noch seiner Organisation wegen dem Tode nahe war, sondern unter günstigen Ernährungsbedingungen fortgelebt hätte.

Es dürfte von Vorteil sein, wenn ich der Besprechung der inneren Organisation des Embryos die Beschreibung der Veränderungen vorausschicke, die der Embryo in seiner äußeren Form infolge der mit ihm vorgenommenen technischen Manipulationen erlitten hat. Der Embryo, den ich während eines Jahres in Formol aufbewahrt hatte, ohne daß er seine lebend innegehabte Gestalt nur im geringsten geändert hätte, wurde zur Stückfärbung in Boraxkarmin gelegt. In der Farblösung aber erfolgte ein Einfallen der Seitenwände, und dieses schritt immer fort, so langsam und sorgfältig auch die Weiterführung in der Alkoholreihe vor sich ging. Das Einfallen erreichte in der Körpermitte das Maximum, während die kraniale Region ihre frühere Gestalt und Ausdehnung bewahrte. Die Ursache dieser Gestaltsveränderung liegt ohne Zweifel in dem Konzentrationsgefälle zwischen der Farblösung und der Leibeshöhlenflüssigkeit. In der vorderen Region beugten die festeren neuralen Organe sowie der Knorpel der Schrumpfung als Widerlager vor. Diese Einbuchtung der Seitenwände verursachte ein starkes, faltenförmiges Hervortreten des seitlichen Körper-

epithels oben und unten, so daß Querschnitte durch den Embryo I-förmige Gestalt aufweisen. Es bildeten sich „bizarre Fortsätze", wie sie SCHWALBE nennt, die dem Embryo in unseren Figuren 21—25 ein vom ursprünglichen so abweichendes Aussehen geben.

Gehen wir über zur Beschreibung der inneren Organisation des Embryos! Die Krümmung des Rückens setzt sich auch auf den Kopf fort, so daß er stark ventral gerichtet erscheint. Da nun die Schnittrichtung senkrecht zur Körperlängsachse verläuft, ergeben sich für den Kopf in seiner vordersten Region statt der Querschnitte Schiefschnitte, die sich stark einem Horizontalschnitt nähern. Daher kommt es, daß wir in Fig. 3 und 4 Telencephalon *(hm, t)* und Diencephalon *(d)* getroffen haben. In Fig. 3 liegt zwischen den beiden durch die Fissura sagittalis *(f)* getrennten Hemisphären *(hm)* und dem großen Diencephalon der kreisrunde Schnitt der Paraphysis *(e')*, die als kleine, bläschenförmige Ausstülpung angelegt ist. Ganz ähnliche Figuren bekommen wir von den nächstfolgenden Schnitten, allerdings mit dem Unterschied, daß an Stelle der Paraphysis die Epiphysis getreten ist. Daß dies ein ganz normales Verhalten ist, beweist uns der Vergleich mit Fig. 30, einem Querschnitt aus der nämlichen Region eines Normalembryos.

In normaler Weise treten die Ventrikel des Vorder- und Zwischenhirns in weit offene Verbindung (Fig. 4). Zu beiden Seiten liegen die Augen *(a)* mit wohlentwickelter Linse und Pigmenthülle, unter ihnen die nach außen offenen Riechgruben *(r)*. Die über dem rechten Auge gelegene Ausstülpung ist nur eine zufällig entstandene Hautfalte. Nach hinten geht das Diencephalon in das Mesencephalon über (Fig. 5 *m*). Es überdacht das Infundibulum mit dem Ventriculus Infundibuli *(i)*. Mit ihm stehen die Augen durch die Augenstiele *(as)* in Verbindung. Noch ist auf der rechten Seite das Riechorgan *(r)* an seinem Rande getroffen, während es links schon verschwunden ist. Vergleichen wir wiederum normales Verhalten damit! Fig. 31 zeigt uns die entsprechenden Verhältnisse des schon erwähnten Normalembryos, der insofern neben unseren Abortivembryo gestellt werden kann, als auch er die Vorderextremitäten als zehenlose Stummel (Fig. 34 *v*), die Hinterextremitäten in Gestalt schwacher Hervorwölbungen (Fig. 38 *h*) gebildet hat. Wenn auch der Schnitt in etwas anderer Richtung geführt ist, so daß rechts oben der Ausschnitt des Gehörorgans *(g)* erscheint, so ist doch unschwer die Uebereinstimmung mit Fig. 5 zu ersehen und somit der normale Bau dieser Region an

unserem Nebenembryo zu konstatieren. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß der Nebenembryo bezüglich der Bildung knorpeliger Spangen gegenüber dem Normalembryo im Rückstand ist. Während das Mesencephalon, sich etwas verschmälernd, in das Rhombencephalon *(rh)* übergeht, treten beiderseits die ansehnlichen Gehörblasen auf (Fig. 6—9 *g*). Wie vorgeschritten auch dieses Organ in seiner Ausbildung schon ist, ersehen wir aus Fig. 6, wo zwischen Hirn und Gehörblase sich der Ductus endolymphaticus *(de)* nach oben zieht.

Unter dem schwindenden Infundibulum tritt ein in die Breite gezogener Hohlraum auf: der präorale Darmabschnitt (Fig. 6 *pd*), wie wir ihn bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden treffen. Er bildet sich dadurch, daß „die Mundanlage das Entodermrohr etwas hinter seinem Vorderende erreicht" (HERTWIGS Handbuch). Allmählich verschwindet die ventrale Wand; der Darmabschnitt tritt mit der Mundöffnung in Verbindung und weitet sich aus zur Mundbucht (Fig. 7—10 *mb*). Die seitlichen Wände der Mundbucht setzen sich immer mehr ventralwärts fort, verstärken sich durch wohlentwickelte Knorpelspangen, die wiederum zwischen sich die Kiemenspalten offen lassen (Fig. 7—12 *Kb*, *Ks*). Die Mundanlage wird in kranio-kaudaler Richtung zu einer schmalen, sagittal gestellten Spalte, die große Aehnlichkeit mit dem Anurenmund hat. Es liegt nahe, diese Verschmälerung zur Spalte zu einem guten Teil dem Einfallen der seitlichen Körperwände zuzuschreiben.

Mit Fig. 8 haben wir den prächordalen Kopfabschnitt verlassen und nun begegnet uns in Fig. 9 die Chorda dorsalis *(c)* als ein dünner Strang, der sich in seinem abnorm kleinen Querschnitt bis ungefähr zur Körpermitte erhält, um erst dann an Mächtigkeit zuzunehmen. Wie weit dieses Verhalten vom Normalen abweicht, ergibt uns ein Vergleich der Figg. 9 ff. mit Figg. 32 ff. Wir haben schon in der Beschreibung des äußeren Habitus auf das Anfangsstadium in der Entwickelung der äußeren Kiemen aufmerksam gemacht. Die Figg. 10 u. 11 *(k)* zeigen sie uns als köpfchenartige Anhänge. Ein Gebilde, das leicht falsch gedeutet werden könnte, begegnet uns in Fig. 13 *(hf)*. Wie ein Kiemendeckel wölbt es sich über einem Lumen. Die Schnittreihe erweist es aber als eine durch Schrumpfung zufällig entstandene Hautfalte. In Fig. 13 treten zu beiden Seiten der Chorda Hohlräume auf. Der linksseitige enthält eine kleine Zellgruppe; der rechtsseitige ist durch eine Lamelle in 2 Teile getrennt. Es sind die ersten Anschnitte großer Hohlräume, die ich als Cölom deuten

möchte (Fig. 14 ff. *co*). Die genannte kleine Zellgruppe im linksseitigen Lumen entfaltet sich in der Folge zu einem Rohr (Fig. 14 *u*), dem sich andere von ungleichem Lumen anschmiegen (Fig. 16—19 *u*). Die Lage dieses Organs, sowie der Vergleich mit normalen Verhältnissen (Fig. 33 *u*) veranlassen mich, es als Urniere zu bezeichnen. Es muß dann allerdings auffallen, daß das Organ auf der rechten Seite fehlt. Immerhin bin ich geneigt, die kleine Ausstülpung (Fig. 14 *u'*) für das entsprechende Gebilde zu halten in stark reduzierter Anlage. Wir hätten in diesem Falle einen ganz verschiedenen Entwickelungsgrad sonst symmetrischer Organe.

Aehnliches haben wir zu konstatieren, indem wir kurz auf die Kiemenspalten zurückkommen. Fig. 12 zeigt uns die Kiemenbogen der linken Seite in einer Weise entwickelt, wie sie uns Fig. 20 auf einem etwas schiefgetroffenen Querschnitt durch einen Normalembryo bietet. Die rechte Seite zeigt uns drei Knorpelkomplexe, die wir vielleicht als drei stark rückständige Kiemenbogen betrachten dürfen. Es liegt nun allerdings die Vermutung nahe, es handle sich um einen Schiefschnitt. Die Durchmusterung der Serie ergibt jedoch auf der rechten Seite überhaupt nur eine einzige, dafür größere Spalte, die uns in Fig. 10 u. 11 angedeutet, in Fig. 12 u. 13 durchbrochen erscheint. Betrachten wir Fig. 13 für sich allein, so ist man versucht, den abgetrennten Teil der rechten Seite als Schnitt durch den Unterkiefer, die mittlere Hervorwölbung als Anlage der Zunge zu betrachten. Figg. 14—16 lassen aber hierüber keinen Zweifel bestehen. Was uns bei Normalembryonen von entsprechender Größe bezw. Entwickelungsstufe als ventraler Abschluß der Mundbucht, als Unterkiefer mit Zungenbein und Zunge erscheint (Fig. 32), fehlt diesem Nebenembryo. Die Schlundspalte erhält sich nach der Bauchseite hin offen bis an das hintere Ende des Schlundkopfes. An der Stelle, wo der Schlund sich überaus einengt, erfolgt der Verschluß der Spalte (Fig. 17). Auch bei normalen Embryonen treffen wir eine Verengerung des Schlundes, wenn auch nicht in dem Maße, wie sie Fig. 19 *(s)* aufweist.

In dieser queren, spaltförmigen Schlundverengerung buchtet sich normalerweise der Boden ventralwärts zur Lungenrinne ein. Bei gewisser Tiefe schließt sich die Rinne, wird quer spaltförmig und trennt sich in der Mitte. Die derart entstandenen Lumen mit mehrschichtiger Wandung steigen zu beiden Seiten des Darmrohres in die Höhe, nähern sich über dem Darm und erstrecken sich in dieser Lage als paarige Lungensäcke nach hinten (Fig. 33

u. 34 *l*). Von alledem ist bei unserem Nebenembryo nichts zu beobachten, eben weil sich die Mundbucht, statt durch den Unterkiefer sich ventral abzugrenzen, in eine Spalte fortsetzt. Wo sind denn aber die Lungen des Nebenembryos? Unmittelbar hinter dem Schlundkopf treffen wir auf schwammige Gebilde, die sich als breite, zum Teil geschrumpfte Bänder das ganze Cölom hinauf erstrecken (Fig. 21—23). Wenn man bedenkt, welch große Ausdehnung das Cölom infolge der starken Aufblähung nehmen konnte gegenüber den beschränkten Raumverhältnissen im Normalembryo, wenn man die Entwickelung der normalen Lungen in Vergleich zieht, so ist man versucht, diese schwammig-luftigen Organe als Lungen zu betrachten, so sehr sie auch vom normalen Bau abweichen. Ein anderes Organ, das bezüglich Bau oder Lage als Lunge hätte gedeutet werden können, war nicht zu finden, und doch lassen die ganze Organisation des Embryos und der Vergleich mit Normalverhältnissen das Vorhandensein dieses Organs als wahrscheinlich annehmen.

Nebst Darm und Lungen nehmen Leber und Pankreas einen großen Teil des Cöloms in Anspruch. Als Leber möchte ich die netzartig faserigen, mit Kernen besäten Zellkomplexe zu beiden Seiten des Darmes bezeichnen (Fig. 16—20 *le*). Der Vergleich mit dem nämlichen Organ des Normalembryos (Fig. 34 u. 35 *le*) stützt wohl diese Annahme. Das Fehlen der bestimmten Umrisse und des Zusammenhanges mit dem Darm schreibe ich dem Umstande zu, daß der Embryo durch das Formol nicht sehr gut fixiert wurde.

Das Pankreas entwickelt sich bei den Amphibien aus drei Anlagen, einer dorsalen und zwei ventralen. Während sich bei Anuren die dorsale vom Darm ablöst, bleibt bei den Urodelen die Verbindung mit dem Darm bestehen. Die beiden ventralen Anlagen liegen symmetrisch am Leberstiel, münden nicht dauernd getrennt, sondern vereinigen sich. Wie mächtig sich eine ventrale Pankreasanlage unter normalen Verhältnissen ausdehnen kann, zeigt uns Fig. 35, vor allem aber Fig. 36 *(p)*. Bei unserem Nebenembryo treffen wir in Fig. 21 u. 22 auf ein Organ *(p)*, das dorsal vom Darme liegt und als Ausstülpung desselben deutlich erkannt wird. Es sieht dem Organ, das ich als Leber betrachte, sehr ähnlich, ist ebenfalls unregelmäßig ausgebuchtet und neigt etwas nach rechts. Nach der Beschreibung, die Goette (21) von der dorsalen Pankreasanlage der Unke gibt, bin ich geneigt, die nämliche Bezeichnung dem angeführten Organ beizulegen.

Fig. 20 weist uns im ventral gelegenen Teil einen vom Cölom abgesonderten Raum *(pe)* auf, der wieder ein kleineres, scharf abgegrenztes Lumen *(h)* umfaßt. Da es Blutkörperchen enthält, liegt die Versuchung nahe, den inneren Raum als Herz, den äußeren als Perikardialraum zu betrachten. Die äußere Wandung wäre dann das Perikard, die innere, unregelmäßig mehrschichtige der myoepikardiale Mantel, der Herzwand eng anliegend. Der Blutraum verlagert sich kaudalwärts nach rechts (Fig. 21 *h*), nimmt an dorso-ventraler Ausdehnung ab, zieht sich dafür stark in die Breite und verschwindet allmählich als quere, schmale Spalte, sich nur noch durch vereinzelte Blutkörperchen als zu einem ansehnlichen Blutraum gehörig dokumentierend.

Wir haben das Darmrohr bis zu jener Stelle verfolgt, wo es sich stark einengt (Fig. 19). Folgen wir ihm noch in seinem hinteren Teile! Schon wenige Schnitte hinter der Verengerung erweitert es sich wieder. Die kleinen Ein- und Ausbuchtungen verlieren sich und das Rohr erhält ovalen Querschnitt. Sein dorsoventraler Durchmesser kommt der halben Höhe des Embryos nahe (Fig. 22). Die Wandzellen haben sich zu jener radiären Struktur geordnet, die wir in der Darmwand normaler Embryonen zu sehen gewöhnt sind (Fig. 35 ff.). Es ist wohl nur der starken Ausdehnung des Embryos in dorso-ventraler Richtung zuzuschreiben, daß sich der Darm, an langen Mesenterien aufgehängt, so sehr ventralwärts verlagert, nachdem sein Durchmesser abgenommen hat. Bevor der Darm sich zur Kloake öffnet (Fig. 24), schnürt er unter sich die noch kleine Harnblase ab. Hinter der Urogenitalöffnung gabelt sich das Lumen in 2 schief aufwärts steigende Aeste zur Mündung der beiden Wolffschen Gänge (Fig. 25, 39 u. 40 *w* u. *w'*). Zwischen den genannten Gängen liegen die beiden Ovarien (Fig. 24, 25 *o*). Sie hängen an den Mesovarien in den seitlich stark zusammengedrückten Hohlraum hinein, den wir als Cölom aufgefaßt haben.

In denselben Figuren fallen uns nebst der ansehnlichen Größe der Chorda dorsalis *(c)* die ventralen seitlichen Wülste als dicht gedrängte Zellkomplexe auf *(he)*. Es sind die nämlichen Gebilde, wie sie uns beim Normalembryo (Fig. 38) begegnen: die Anlagen der Hinterextremitäten.

Es ist hier vielleicht der Ort, auf Versäumtes zurückzukommen. Fig. 1 zeigt hinter dem Kopfe zwei schwach gebogene, stummelartige Fortsätze, die ich schon bei der Beschreibung des äußeren Habitus als Vorderextremitäten gedeutet habe. Fig. 34 *(v)* gibt

uns den Schnitt einer normalen Vorderextremität. Wenn nun auch die Stellung dieser Fortsätze gegenüber dem ganzen Körper eine ungewohnte ist, wohl ohne Zweifel durch die monströse Körpergestaltung verursacht, so sprechen doch die Knorpelgebilde und die angrenzenden Wucherungen (z. B. Fig. 16 *v*) für die Annahme des Gebildes als Extremität, und zwar um so mehr, als uns bei Normalembryonen in nicht zu bezweifelnden Fällen das nämliche Bild entgegentritt.

Die Schwanzregion, die infolge der Rückenkrümmung fast Horizontalschnitte ergibt, weist keine Absonderlichkeiten auf, die Normalverhältnissen gegenüber erwähnt werden müßten.

Die Epidermis besteht wie bei Normalembryonen aus der Deck- und Sinnesschicht. Von Hautdrüsen ist keine Spur vorhanden, so zahlreich sie auch bei bald ausgewachsenen oder frischgeworfenen Embryonen zum Vorschein kommen, wenn man die Tiere in das Chloroform oder dann direkt in die Fixierungsflüssigkeit bringt. Den ganzen Rücken entlang, in gleichen Abständen, zeigen sich weiße Tröpfchen in der Größe kleiner Stecknadelköpfchen. Besonders große Anhäufungen treten unmittelbar hinter dem Auge in der Ohrgegend hervor. Dies sind die Ausscheidungen der Giftdrüsen, während die Sekrete der über den ganzen Körper verteilten Schleimdrüsen weniger durch das Auge als durch das Gefühl nachweisbar sind.

Vergleichen wir nun den besprochenen Nebenembryo mit einem anderen anormalen Nebenembryo, den Schwalbe (42) als „einen sehr merkwürdig gebildeten Neben-Embryo“ kurz beschrieben hat! Wenn ich künftig kurzweg vom „Schwalbeschen Embryo“ spreche, so ist darunter dieser Embryo gemeint. Schwalbe hat ihn dem rechten Uterus eines am 17. Oktober 1887 sezierten, aus dem Glarnerland stammenden Atra-Weibchens entnommen. Der Nebenembryo lag mit dem Kopf kaudalwärts neben einem kranialwärts orientierten Hauptembryo. Schwalbe berechnet für ihn eine Gesamtlänge von 13—14 mm. „Trotz dieser ansehnlichen Größe ist der betreffende Nebenembryo zur Vollendung seiner Entwicklung infolge seiner merkwürdigen inneren Organisation unfähig, zum baldigen Untergang bestimmt.“ Um eine ausführliche Beschreibung umgehen zu können, erlaube ich mir, in Fig. 27 eine Kopie aus Schwalbes Publikation (p. 355 Fig. 1) wiederzugeben. Schwalbe schreibt: „In der Fig. 1 fällt am meisten der lange, zweiteilige, bizarre, ventrale Fortsatz auf, der zahlreiche rote Blutkörperchen innerhalb einer feinkörnig geronnenen Masse enthält. In diesen

Raum ragt der wohlabgegrenzte Darmkanal hinein. Eine Abgrenzung der blutkörperhaltigen Stellen durch ein Endothel gegen den unmittelbar den Darmkanal umgebenden Raum konnte ich nicht nachweisen. Es lag ja nahe, den den Darmkanal umschließenden Raum für das Cölom zu erklären, während andererseits die reichlichen, gegen ihn nicht abgeschlossenen Ansammlungen roter Blutkörperchen an eine mit Blut gefüllte Höhle denken lassen. Wenn man diesen bizarren, ventralen Fortsatz nach dem Schwanzende zu verfolgt, so sieht man ihn in den einfachen ventralen Flossensaum des Schwanzes übergehen. Der dorsale Flossensaum des letzteren ist nur auf eine kurze Strecke entwickelt, verliert sich bald kranialwärts in dem abgerundeten Rücken der Larve.“ Schwalbe erwähnt ferner von den Fortsätzen, daß sie komplizierter werden, indem sie seitliche Nebenfortsätze treiben. Mund- und Afteröffnung konnten nicht konstatiert werden. Das Darmepithel ist nur im kaudalen und mittleren Körpergebiet scharf nach außen und innen abgegrenzt; kranialwärts grenzt sich die innere Oberfläche des Darmepithels nicht mehr so scharf gegen das kernhaltige Dottermaterial ab. Von Hinterextremitäten ist keine Spur vorhanden. Als Andeutungen vorderer Extremitäten faßt Schwalbe „einen jederseits vorhandenen, kurzgestielten, auf dem Querschnitt birnförmigen Anhang“ auf. Die Anlage der rechten Seite birgt an ihrer Basis einen Streifen hyalinen Knorpels: „der einzige Knorpel, welcher innerhalb des gesamten Embryo vorkommt!“ Schwalbe erwähnt eine in der Höhe der Chorda seitlich weit ausladende Hautfalte, welche die linke Extremität ventral deckt, „die einzige Bildung, welche äußeren Kiemen, richtiger wohl einem Operculum, verglichen werden könnte“.

Vergleichen wir einmal nur die nackten Umrisse der beiden Embryonen miteinander und stellen wir unsere Fig. 23 neben die Schwalbesche Figur! Welche Uebereinstimmung, vorab im ventralen Bezirk! Hören wir Schwalbe sprechen von „seitlichen Fortsätzen“, „von Nebenfortsätzen“ und betrachten wir unsere Figuren 21 und 22, so haben wir wiederum die Uebereinstimmung. Liegt es nun nicht nahe, beim Schwalbeschen Embryo ebenfalls an eine Deformation der Körperhülle zu denken, hervorgerufen durch die entsprechenden technischen Eingriffe? Ist es nicht denkbar, daß Schwalbe, wenn er den betreffenden Uterus geöffnet und in frischem Zustande nach seinem Inhalt untersucht hätte, auf einen Nebenembryo von rundlicher Gestalt, ohne Fortsätze, gestoßen wäre, d. h. ein dem ursprünglichen Aussehen unseres Embryos ähnliches Gebilde zum

Vorschein gekommen wäre? Man wird mir entgegenhalten, warum denn der Nebenembryo *(N)* in Fig. 26 seine stark gedunsene Gestalt beibehielt, obschon er die gleichen technischen Manipulationen zu erleiden hatte. Den Grund hierzu suche ich in den Dotterverhältnissen. Die Embryonen des MT. 10 waren E IIa, also in reichlichen Dotter eingebettet. Diese Dottermasse war nun wahrscheinlich mit der Oberfläche der Embryonen, wenn auch in geringem Maße, doch derart verklebt, daß bei Einwirkung der Fixier- und Farblösungen die Körperwand der Embryonen sich nicht loszulösen vermochte und somit vor der Schrumpfung bewahrt blieb. Die SCHWALBEschen Embryonen waren aber E III; es fehlte der nur schwer bewegliche Dotter: die Flüssigkeiten konnten, nachdem sie die Uteruswand durchdrungen, in gleichem Maße einwirken wie auf unsern bloßgelegten Embryo. Die Folge war, daß der Nebenembryo in denjenigen Körperteilen einfiel, wo nicht Knorpel oder andere Organe ein inneres Widerlager bildeten. Von diesem Standpunkt aus bin ich geneigt, die „bizarren Fortsätze" als die nämlichen Hautfalten zu betrachten, die auch unserem Embryo ein so eigenartiges Aussehen geben.

Doch ist nicht zu widerlegen, daß der abortive Charakter beim SCHWALBEschen Embryo einen bedeutend höheren Grad erreicht hat als bei dem unserigen. Trotz der doppelten Körperlänge ist beim ersteren nur eine einzige Knorpelanlage zu konstatieren, während Mund und After ganz fehlen. Wenn auch bei unserem Embryo Schädelknorpel erst angelegt zu werden scheinen, so hat er doch in seinen Kiemenbogen und Kiemenspalten einen embryonal hohen Entwicklungsgrad erreicht. Nicht weniger ist er im Vorsprung in der Ausbildung der Verdauungs-, Fortpflanzungs- und Atmungsorgane; denn man wird kaum von seiner inneren Organisation aus auf den „baldigen Untergang" schließen können.

Es sei noch auf den großen Unterschied in der Lage des Darmrohrs aufmerksam gemacht. Im einen Fall liegt es direkt unter der übermäßig großen Chorda; im anderen Fall, bei unserem Embryo, ist es ganz ventral verlagert. Die weiteste Kluft besteht aber wohl in der Herzbildung. Während unser Embryo einen vom Cölom scharf geschiedenen Blutraum besitzt, den wir als Herz aufzufassen geneigt sind, füllen beim SCHWALBEschen Embryo zahlreiche rote Blutkörperchen zusammen mit geronnener Masse den ganzen ventralen Fortsatz samt seiner Gabelung aus. Es liegt die Vermutung nahe, daß die unterdrückte Bildung der Leibeshöhlenorgane (SCHWALBE erwähnt deren keine) und die direkte

Verlagerung des Darmrohres unter die Chorda die weite Entfaltung des Blutraumes da ermöglichten, wo sonst das Cölom seinen Platz findet. MARCINOWSKI (28) schreibt über diesen ventralen Anhang: „Der eigentümliche, auf Fig. 1 der SCHWALBEschen Arbeit abgebildete ventrale Anhang des Embryos enthält den stark erweiterten Darmblutsinus, der eben wegen seiner abnormen Erweiterung auch auf so weit fortgeschrittenem Stadium noch nicht endothelial eingescheidet werden konnte.“

Im Rückstand ist unser Embryo gegenüber dem SCHWALBEschen in der Ausbildung der Rückensaite. Wie erwähnt, ist die Chorda bei ersterem bis ungefähr zur Mitte ein dünner Strang und erreicht erst im letzten Drittel der Körperlänge eine Ausdehnung, die derjenigen des Medullarrohrs gleichkommt. Ganz anders der SCHWALBEsche Embryo! Der Querschnitt der Chorda würde wohl Medulla und Darm decken. Ob sich diese überaus mächtige Ausbildung in der ganzen Länge erhält, führt SCHWALBE nicht an.

Bei allen diesen zum Teil großen Unterschieden in der Entwicklung der verschiedensten Organe muß nun auffallen, daß in der Ausbildung des Gehirns, der Augen und der Vorderextremitäten Uebereinstimmung herrscht. Können wir doch mit SCHWALBE auch von unserem Embryo sagen, „das Gehirn zeigt sich in seinen Hauptteilen gut entwickelt“ und „das Auge ist als sekundäre Augenblase angelegt, welche eine große, kuglige, weit differenzierte Linse innig umschließt.“ Wenn es auch noch interessant gewesen wäre, über Gehör- und Riechorgane des SCHWALBEschen Embryos Näheres zu vernehmen, so ist doch erwiesen, daß sein Ektoderm in der Entfaltung wesentlich vorgeschritten ist, während Mesoderm und Entoderm ihre Arbeit erst beginnen, und zwar so spät, daß sie den Embryo bestimmt zum Abortus stempeln.

Zusammenfassung.

1) Es scheint auch bei Salamandra atra der abortive Charakter der Nebenembryonen hin und wieder mit einer monströsen Aufblähung der Körperhülle verbunden zu sein.

2) Das zentrale Nervensystem als Produkt des Ektoderms schreitet in seiner Entfaltung rüstig vorwärts und entwickelt sich in einer Weise, die nicht oder nur wenig von Normalverhältnissen abweicht. Es sind alle erforderlichen Teile des Hirns mit ihren Ventrikeln angelegt, und damit hat die Ausbildung der Sinnesorgane Schritt gehalten.

3) Während die äußeren Kiemen sich erst zu bilden beginnen, haben sich die Kiemenspalten, durch wohlentwickelte Kiemenbogen gestützt, namentlich einerseits normal ausgebildet.

4) Das Mesoderm umschließt ein ursprünglich weites Cölom, das durch Einfallen der seitlichen Körperwände stark an Lumen verloren hat.

5) Die Leibeshöhlenorgane, soweit sie mesodermalen Ursprunges sind, weichen in ihrer Entwickelung stärker vom normalen Bau ab als die Bildungen des Ektoderms.

a) Während die linksseitige Urniere mit WOLFFschem Gang einem normalgebauten Organ nahe kommt, kann vielleicht ein kleiner Zellkomplex der rechten Seite als das Rudiment oder das erste Anfangsstadium einer Urnierenanlage betrachtet werden.

b) Wenn auch die Ovarien erst in Gestalt kleiner Ausstülpungen erscheinen, so lassen sie doch in ihrer Deutung keinerlei Zweifel bestehen.

c) Die Verlagerung des Darmes scheint die normale Ausbildung eines Herzens in der Mittellinie verunmöglicht zu haben. Es liegt nahe, einen scharf abgegrenzten Blutraum mit mehrschichtiger Wandung im rechtsseitigen Cölom als Herz aufzufassen.

6) Abnormale Verhältnisse zeigt auch das Entoderm mit seinen Abkömmlingen.

a) Das Darmrohr kommt hinter dem Schlund beinahe zum Verschluß, dehnt sich dann in der hinteren Körperhälfte zu einem Querschnitt aus, der über das normale Maß hinausgeht, indem es sich, an langen Mesenterien aufgehängt, ganz an die Bauchwand verlagert.

b) Die Leberanlage ist vorhanden, erreicht aber bei weitem nicht die starke Entfaltung, wie sie das frühzeitig sich differenzierende Organ bei normaler Entwickelung aufweist.

c) Das Pankreas läßt bei Normalembryonen eine dorsale und zwei große ventrale Anlagen unterscheiden. Unser Nebenembryo hat es erst zu einer zweifelhaften dorsalen Anlage gebracht.

d) Die Chorda steht in der kranialen Körperregion als dünner Strang hinter dem Normalen zurück, um dann in der hinteren Körperhälfte einer normalen Rückensaite gleichzukommen.

e) Mit keinem Organ weicht der Nebenembryo mehr vom Normalen ab als im Bau seiner Lunge. Nichts von einer Schlundrinne, von paarigen Säcken mit mehrschichtiger Wandung. Nur zwei schwammig-luftige, einem Gerinnsel ähnliche Gewebebänder

lassen, weil keine andere Deutung näher liegt, den Gedanken an abnormale Lungen aufkommen.

7) Der Vergleich mit dem Schwalbeschen Embryo zeigt uns, abgesehen von der Ausbildung des Gehirns, der Augen und der Extremitäten, wesentliche Unterschiede in der Organisation der beiden Embryonen. Wenn auch noch in mancher Hinsicht begründete Zweifel gehegt werden können, so ist doch kaum zu widerlegen, daß für beide Embryonen, vor allem aber für den Schwalbeschen Nebenembryo, die Bezeichnung „Abortivembryo“ wohl gerechtfertigt erscheint.

Schlußwort.

Der Alpensalamander, der wenig beachtete, ja nicht selten verabscheute Bewohner der Bergregionen, bietet in seiner normalen Entwickelung Verhältnisse, wie sie merkwürdiger uns in seiner Ordnung nicht begegnen. So eigenartig dieser normale Entwickelungsgang auch ist, so wird er doch an „Absonderlichkeit“ (Brehm) überboten durch die Fälle abnormaler Entwickelung, deren Produkte uns in Gestalt seltsam organisierter Abortivembryonen entgegentreten. Wenn schon das Studium der normalen Fortpflanzung ein interessantes und dankbares genannt werden kann, so darf dies in weit höherem Maße von der Erforschung der Abortivgebilde behauptet werden. Kommen uns doch mit jedem Falle neue Sonderlichkeiten, neue Irrungen zu Gesicht, die zu ergründen der Forscher immer und immer ein dankbares Arbeitsfeld finden wird.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Professoren Dr. A. Lang und Dr. K. Hescheler, sowie der Assistentin des Instituts, Fräulein Dr. M. Daiber, für das freundliche Entgegenkommen und die zahlreichen wertvollen Anregungen und Ratschläge, die mir im Laufe der Untersuchungen so wohl zu statten kamen, meinen aufrichtigen, tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1) 1846 Barkow, Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich.
2) 1897 Bedriaga, J. v., Die Lurchfauna Europas, II. Urodela. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
3) 1880 Benecke, B., Ueber die Entwickelung des Erdsalamanders. Zool. Anz., Bd. III.
4) 1899 Bonnet, Gibt es bei Wirbeltieren Parthenogenesis? Ergebn. d. Anat., Bd. IX.
5) 1883 Born, Biologische Untersuchungen über den Einfluß der Schwere beim Froschei. Pflüg. Arch., Bd. XXXII.
6) 1887 — Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildung. Bresl. ärztl. Zeitschr., No. 15.
7) 1898 Brachet, A., Recherches sur le développement du cœur ..... Arch. d'Anat. micr., T. II.
8) 1903 a — Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures. Arch. de Biol., T. XIX.
9) 1903 b — Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens.
10) 1878 Brehm, Tierleben, Bd. VII.
11) 1878 Brooks, W. K., Preliminary observations upon the development of the marine prosobranchiate Gastropods. Chesapeake Zool. Laboratory. John Hopk. Univ. Scient. Results.
12) 1857 Carpanter, W., On the development of Purpura. Ann. Mag. Nat. Hist., 2. Ser., Vol. XX.
13) 1877 Chauvin, M. v., Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX.
14) 1843 Czermak, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des schwarzen Salamanders. Med. Jahrb. des k. k. Staates, Bd. XLV.
15) 1848 — Beitrag zur Kenntnis der festen Formbestandteile im Samen der Molche. Uebersicht d. Arb. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur.
16) 1890 Fatio, V., Faune des vertébrés de la Suisse, Vol. III, und Second supplément, Avril 1890.

17) 1827 Funk, De Salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione tractatus. Berlin.
18) 1556 Gesner, Cd., Tierbuch.
19) 1901 Giardina, Origine dell' oocite e della cellule nutrici nel Dytiscus.
20) 1906 Glaser, O. C., Ueber den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa var. distans und deren larvale Exkretionsorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXX.
21) 1875 Goette, Entwickelungsgeschichte der Unke.
22) 1895 Grönroos, Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders. Anat. Hefte, Bd. VI.
23) 1906 Hertwig, O., Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere.
24) 1840—46 Hoeven, Van der, Fragments Zoologiques sur les Batraciens. Mémoires de la Société natur. de Strasbourg, T. III.
25) 1891 His, Offene Fragen der pathol. Embryologie. Internat. Beiträge zur wiss. Medizin, Bd. I.
26) 1845 Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Abhandl. der k. böhm. Ges. d. Wiss., Prag.
27) 1904 Kammerer, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Archiv f. Entwickelungsmechanik, Bd. XVII.
28) 1906 Marcinowski, Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amph. Diss.
29) 1888 Maurer, F., Die Kiemen und ihre Gefäße bei Anuren und Urodelen. Morph. Jahrb., Bd. XIV.
30) 1890 — Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVI.
31) 1892 — Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVIII.
32) 1890 Mollier, Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Archiv f. Anat. u. Entw.
33) 1904 Muthmann, Ueber die erste Anlage der Schilddrüse und deren Lagebeziehung zur ersten Anlage des Herzens bei Amphibien. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. XXVI.
34) 1886 McMurrich, A contribution to the embryology of the Prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Baltimore, Vol. III.
35) 1818 Perrot, Observation d'une génération de la Salamandre terrestre. Naturw. Anz. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw., No. 6, 1. Dez. 1818.
36) 1880 Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XI.
37) 1882 Pflüger, E., Die parthenogenetische Furchung der Eier der Amphibien. Pflüg. Arch., Bd. XXIX.

38) 1819 Schreibers, v., Ueber die Entwickelung der beiden Arten von Erdsalamandern. Naturw. Anz. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw.

39) 1819 — Brief, abgedruckt im Naturw. Anz. der Schweiz. Gesellsch. f. ges. Naturw., No. 7.

40) 1833 — Ueber die spezifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders oder Molches und der höchst merkwürdigen, ganz eigenartigen Fortpflanzungsweise des letzteren. Okens Isis.

41) 1889 Schultz, P., Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Zeitschr. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV.

42) 1896 Schwalbe, Zur Biologie und Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Zeitschr. f. Biol., Bd. XXXIV.

43) 1891 Schwink, Untersuchungen über die Entwickelung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. XVII.

44) 1871 Selenka, Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. Niederländ. Arch. f. Zool., Bd. I.

45) 1857 Siebold, v., Ueber das Receptaculum seminis der weiblichen Urodelen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IX.

46) 1876 — Zusatz zu den Mitteilungen über die Verwandlung des Axolotls in Amblystoma. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII.

47) 1896 Stöhr, Lehrbuch der Histologie.

48) 1890 Wiedersheim, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI.

49) 1890 Zeller, Ueber die Befruchtung bei den Urodelen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIX.

50) 1902 Ziegler, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere.

Erklärung der Tafeln.

Erklärung der Abkürzungen:

a Auge
ao Aorta
c Chorda
co Cölom
d Diencephalon
da Darm
de Ductus endolymphaticus
e' Paraphysis
f Fissura sagittalis
g Gehörorgan
gef Gefäß
h Herz
he Hinterextremität
hf Hautfalte
hm Hemisphäre
i Infundibulum
k Kiemen
kb Kiemenbogen
ks Kiemenspalte
l Lunge
le Leber
m Mesencephalon
mb Mundbucht
me myoepikardialer Mantel
mr Medullarrohr
o Ovarium
p Pankreas
pd präoraler Darmabschnitt
pe Perikard
r Riechorgan
rh Rhombencephalon
s Schlundkopf
t Telencephalon
u Urniere
u' Urnierenanlage
v Vorderextremität
w Wolffscher Gang
w' dessen Mündung.

Tafel 1.

Fig. 1. Nebenembryo aus MT. 2, Ansicht von der linken Seite und von oben. Kopie nach Mikrophotogr. 9 : 1.

Fig. 2. Normalembryo von 7 mm Länge, Ansicht von der linken Seite. Kiemen wohlentwickelt. 9 : 1.

Fig. 3. Nebenembryo[1]), Schnitt 19. Die beiden Hemisphären und das Diencephalon, dazwischen die Paraphysis. 32 : 1.

---

1) Immer aus Muttertier No. 2 unserer Tabelle.

Fig. 4. Nebenembryo, Schnitt 46. Telencephalon in offener Verbindung mit dem Diencephalon; zu beiden Seiten die Augen, darunter die Riechgruben. 32 : 1.

Fig. 5. Nebenembryo, Schnitt 55. Unter dem Mesencephalon das Infundibulum; damit die Augen durch die Augenstiele in Verbindung. 32 : 1.

Fig. 6. Nebenembryo, Schnitt 64. Zu beiden Seiten des Mesencephalon das Gehörorgan; unter dem Infundibulum der präorale Darmabschnitt. 32 : 1.

Figg. 7, 8 u. 9. Nebenembryo, Schnitte 72, 80 und 92. Die offene Mundbucht. 32 : 1.

Figg. 10, 11 u. 12. Nebenembryo, Schnitte 103, 108 und 114. Aeußere Kiemen, Kiemenbogen und Kiemenspalten. 32 : 1.

Fig. 13. Nebenembryo, Schnitt 120. Çölom in der Höhe der Chorda. 32 : 1.

Tafel 2.

Fig. 14. Nebenembryo, Schnitt 124. Im Cölom die Urnieren. 32 : 1.

Fig. 15. Nebenembryo, Schnitt 130. Die stummelförmigen Vorderextremitäten. 32 : 1.

Fig. 16. Nebenembryo, Schnitt 140. Vorderextremitäten, linke Urniere, Leberanlage. 32 : 1.

Fig. 17. Nebenembryo, Schnitt 144. Verschluß der Mundspalte. 32 : 1.

Fig. 18. Nebenembryo, Schnitt 144. Linke Urniere und Leberanlage. 63 : 1.

Fig. 19. Nebenembryo, Schnitt 149. Verengerung des Schlundes, rechte Lunge. 32 : 1.

Fig. 20. Nebenembryo, Schnitt 162. Lunge, Leber, Darm und Herz. 63 : 1.

Figg. 21, 22 u. 23. Nebenembryo, Schnitte 180, 199 und 244. Anlage der dorsalen Pankreasanlage, Lunge, seitliche Fortsätze. 32 : 1.

Fig. 24. Nebenembryo, Schnitt 330. Cölom stark eingeengt; Wolffscher Gang und Ovarium. Ventral die Anlage der Vorderextremität; Kloake offen. 32 : 1.

Fig. 25. Nebenembryo, Schnitt 347. Ebenso; Darm zur Mündung der Wolffschen Gänge gegabelt. 32 : 1.

Fig. 26. Linker Uterus aus MT. 10. Querschnitt mit Haupt- und Nebenembryo, in Dotter eingebettet. 13 : 1.

Fig. 27. Textfigur aus Schwalbes Arbeit, p. 355; 3 : 2 (83 : 1).

Tafel 3.

Figg. 28 u. 29. Nebenembryo aus MT. 10, linker Uterus (s. Fig. 26 *N*). 21 : 1.

Figg. 30 u. 31. Normalembryo aus MT. 10. Zentralnervensystem und Sinnesorgane. 29 : 1.

Fig. 32. Derselbe. Schlund mit Kiemenspalten; äußere Kiemen. 21 : 1.

Figg. 33—40. Derselbe. Querschnitte aus verschiedenen Partien der Rumpfregion. 40 : 1.

Zur Entwickelungsgeschichte des Hyobranchialskelettes von Salamandra atra Laur. und Triton alpestris Laur.

Von

Helena Tarapani aus Lodz.

Hierzu Tafel 4—9.

Einleitung.

Das Hyobranchialskelett der Urodelen stellt, wie bekannt, ein System von paarigen Skelettspangen dar, die am Boden der Mundrachenhöhle gelagert, in der Mittellinie durch ein unpaares Verbindungsstück vereinigt sind. Bei den Urodelen erscheint das Hyobranchialskelett nur noch in der Larvenperiode in seiner ursprünglichen Anordnung und Zahl der es zusammensetzenden Sklelettelemente. Mit Abschluß der Larvenperiode und Wegfall der Kiemenatmung erfolgt die Metamorphose, die sich als ein Zerstörungs- und Umbildungsprozeß kundgibt. Der reduzierte und vereinfachte hyobranchiale Skelettapparat bildet bei den umgewandelten Formen das Zungenbein, das hauptsächlich den Bewegungen der Zunge dient.

In den älteren Arbeiten über das Kopfskelett der Wirbeltiere wird das Hyobranchialskelett nur nebenbei behandelt. Aber schon seit den dreißiger Jahren liegen über dieses Thema umfangreiche Spezialarbeiten vor, und in der letzten Zeit wurde die Frage nach dem Hyobranchialskelett von zahlreichen Forschern sehr eingehend behandelt.

Die erste, auf diesem Gebiete erschienene Arbeit ist der schon 1818 publizierte Aufsatz von Meckel: „Ueber das Zungenbein der Amphibien“, der jedoch in späteren Arbeiten nur selten Erwähnung findet. Meckel war der erste, der das Vorkommen von Kiemenspalten bei den höheren Wirbeltieren als wahrscheinlich vermutete (zitiert nach Garnier). Von grundlegender Wichtigkeit für die späteren Betrachtungen wurden erst die in den dreißiger Jahren erschienenen Arbeiten von Martin-Saint-Ange, Geoffroy-Saint-Hilaire, Rathke, Dugès und Reichert.

In seinem großen Werke „Anatomisch-philosophische Untersuchungen“ sagt Rathke (1832) unter anderem schon damals: „Das Gerüst für die Kiemen bei Batrachiern unterscheidet sich hauptsächlich dadurch im allgemeinen von dem der Fische, daß die unteren unpaarigen Verbindungsstücke der Kiemenbogen fehlen, sowie auch die seitlichen Anhänge; der Bogen selbst besteht entweder nur aus einem einzigen Stück, oder höchstens aus zwei Segmenten, so daß das Kiemengerüst bei Batrachiern im ganzen weit einfacher ist als bei den Fischen“ (zitiert nach Garnier).

Auch die Vorgänge der Metamorphose hat Rathke in einer Weise gedeutet, die mit unserer heutigen Auffassung vollständig übereinstimmt. „Bei den europäischen Salamandern und Molchen erleiden von den in Rede stehenden Skeletteilen, während die Kiemen eingehen, nur diejenigen eine auffallende Veränderung, und zwar in Hinsicht sowohl der Zahl, als auch der Verbindung und der Form, welche hinter dem Zungenbein liegen. Von diesen aber schwindet allmählich einer nach dem anderen, bis endlich nur die des vordersten Kiemenpaares und diejenigen übrig geblieben sind, welche wir mit den Schlundkiefern der Fische verglichen haben. Gleichzeitig rückt das letzte Knorpelpaar, während es wie alle anderen übrig bleibenden Skeletteile sich vergrößert, immer weiter nach vorne, bis zuletzt die unteren Enden seiner beiden Hälften mit dem Mittelstücke des Zungenbeines in Berührung, und wenn dieses geschehen, auch durch fibröses Gewebe in Verbindung kommen. — So stellt denn, was bei Salamandra und Molchen übrig geblieben ist, zuletzt nur einen Anhang des Zungenbeines dar, auf dem der Pharynx eine Unterstützung behält.“

Auch die Werke von Martin-Saint-Ange (1831) und Geoffroy-Saint-Hilaire (1832) haben die damalige Kenntnis des Visceralskelettes sehr wesentlich bereichert. Sie ergänzen sich gegenseitig bis zu einem gewissen Grade. Die Betrachtungen von Geoffroy-Saint-Hilaire sind mehr philosophischer Natur und enthalten hauptsächlich allgemein gültige Sätze, die auf alle Wirbeltierklassen Bezug haben können. Martin-Saint-Ange dagegen richtet sein Augenmerk mehr auf einzelne Tatsachen, und gibt auch eine genaue Beschreibung der Metamorphose, eine Aufgabe, die ihm von der „Académie des sciences“ gestellt wurde und die mit folgenden Worten formuliert war: „Déterminer à l'aide d'observations et démontrer, par de préparations anatomiques et des dessins exacts les modifications, que présentent dans leur squelette et dans leurs muscles, les Reptiles Batraciens, tels que les grenouilles

et les salamandres, en passant de l'état de larve à celui d'animal parfait."

Den Beschreibungen beider Gelehrten ist die gleiche, sehr instruktive Tafel zugrunde gelegt. Die Umwandlung des Kiemenbogenskelettes des Salamanders ist hier in drei Abbildungen dargestellt, denen im Hinblick auf den gegenwärtigen Stand der Sache bis auf einige Punkte zuzustimmen ist. So sind z. B. die vier Ceratobranchialia der Larve, hier „Pleural" genannt, als zahntragend abgebildet, der Copulastiel, hier „Urohyal", ist kaudal nicht gegabelt, und das umgewandelte Zungenbein entbehrt der Radien.

Die MARTIN-SAINT-ANGE von der Akademie gestellte Aufgabe wurde auch von DUGÈS (1835) in seinem umfangreichen Werke „Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens" beantwortet. DUGÈS machte durch seine Untersuchungen auf dem Gebiete des Hyobranchialskelettes einen großen Schritt vorwärts, indem er einige von den früheren Forschern übersehene Skeletteile entdeckte und richtig deutete. Diese unbekannten Gebilde: die Radien des Salamanders und der Bügelknorpel des Triton, beschreibt er in folgender Weise: „Chez la salamandre terrestre nous trouvons la partie antérieure du basi-hyal supportant, à droite et à gauche, deux paires de pièces cartilagineuses, raides, mais mobiles, et que personne ne paraît avoir découvertes jusqu'ici; nous n'y pouvons voir autre chose que la pièce ou les pièces les plus internes du système hyo-styloidien, c'est à dire les représentants de la corne styloidienne (apo-hyal et cerato-hyal de M. GEOFFROY). Chez les Salamandres aquatiques il n'y a plus que deux de ces pièces cartilagineuses, et elles sont réunies par une barre transversale faisant arcade au-dessus du basi-hyal, et constituant ainsi en réalité une pièce impaire, mais provenant d'éléments doubles, comme nous le verrons chez la larve."

Bald darauf, in den Jahren 1837 und 1838, publizierte REICHERT seine zwei Arbeiten „Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere" und „Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien".

In der zweiten Arbeit „ist auch die Bildung der Visceralbogen und -spalten bei dieser Tierklasse beschrieben, und aus REICHERTS Untersuchungen geht hervor, daß bei allen Tieren dieser Klasse die Bildung dieser Gebilde nach einem und demselben Typus verläuft, so daß in der Bildung der Visceralbogen, z. B. bei Triton und den Fröschen, fast keine Unterschiede sind"

(zitiert nach Garnier). In derselben Arbeit gibt Reichert schon damals eine klar gefaßte Antwort auf die Frage nach den Schleimhautzähnchen, deren Angehörigkeit zum Kiemenbogenskelett noch viel später von manchen Autoren angenommen wird. Reichert sagt, daß diese zahnartigen Schleimhautpapillen zwar auf ganz frühen Embryonalstadien auftreten, später aber wieder verschwinden. „Wir ersehen aus den Untersuchungen über das fragliche Zahnskelett, daß dieses aus der Schleimmembran sich entwickelt, daß es sich allerdings hie und da an die Gebilde der Visceral- und Rückenplatte anlegt und stützt, daß es aber frei und nur im Zusammenhange mit der übrigen Schleimhaut dargestellt werden kann; wir haben endlich beobachtet, daß dasselbe allmählich zum größten Teil verschwindet, sobald das Kiefergerüste der Rücken- und Visceralplatte, der Ober- und Unterkieferapparat, mit Zähnen ausgerüstet dasteht."

Die Vorstellung Reicherts über die Umgestaltungen der Metamorphose stimmt mit unseren heutigen Anschauungen und Kenntnissen nicht überein, doch soll hier darauf nicht näher eingegangen werden, da seine diesbezüglichen Angaben durch neuere Untersuchungen schon oft widerlegt worden sind. Erwähnen möchte ich nur, daß Reichert ein Anhänger der in neueren Zeiten von Gegenbaur vertretenen Theorie ist, nach welcher die Visceralbogen als Fortsatzbildungen des neuralen Craniums aufzufassen sind.

Ueber denselben Gegenstand gibt Rusconi (1854) in seiner berühmten Monographie „Histoire naturelle de la Salamandre terrestre", eine in kurzen Worten gefaßte Darstellung des larvalen Hyobranchialskelettes, die jedoch nicht in allen Punkten mit den wirklichen Verhältnissen übereinstimmt. So ist z. B. in der Abbildung der Copulastiel von der Copula, und sein hinterster gegabelter Abschnitt auch von dem ersteren abgegliedert. Die beiden Hypohyalia sind nicht berücksichtigt, die Ceratohyalia dagegen durch ein Ligament, welches die vorderste Spitze der Copula dorsal umgibt, verbunden. Die Ceratobranchialia sind auch hier mit einem Zahnbesatz versehen. Die Schilderung der Vorgänge während der Metamorphose ist, im Gegensatz zu derjenigen von Reichert, eine überaus klare und verständliche, und ausgenommen die Radien, von welchen Rusconi beide Paare als Neubildungen auffaßt, entspricht diese kurz gefaßte Schilderung im übrigen den tatsächlich vorhandenen Verhältnissen vollständig. Ich werde sie hier in seinen eigenen Worten folgen lassen. „La pièce impaire antérieure (copula) acquiert quatre filets ou quatre rayons, deux de chaque

côté; la partie antérieure des deux pièces suspensoires (cerato-hyalia) s'élargit notablement; les arcs branchiaux deuxième, troisième et quatrième disparaissent entièrement, et c'est en conséquence de leur disparition que la tête devient plus petite; du premier arc il ne reste plus qu'une très-petite portion qui se soude avec l'extrémité postérieure de la pièce f (Hypobr. I) laquelle se trouve ainsi transformée en corne postérieure de l'os hyoide. Le stylet median (copulastiel) est absorbé et par suite de son absorption la petite pièce médiane c (gegabeltes Ende) se trouve isolée, suspendue dans les chairs et retenue dans sa position par l'antagonisme des muscles; pendant que les arcs branchiaux se ramolissent peu à peu; les deux pièces ee (Hypobr. II) enfin se soudent à la longue par leur extrémité postérieure avec les pièces f f."

Sehr wertvolle Angaben über die Zahl und Gliederung der Kiemenbogen finden wir bei Fischer (1864), in seiner „Abhandlung über die Perennibranchiaten und Derotremen".

Seine Angaben lassen sich nur teilweise auf Salamandra und Triton beziehen, da er seine Schilderung dieser beiden Vertreter der Urodelen nur insofern gibt, als er sich auf diejenige von Siebold und Dugès stützen kann. Die Art der Gliederung jedoch, wie er sie schon damals erkannt hat, war seinen Vorgängern noch nicht bekannt und verdient deshalb besondere Beachtung. Fischer sagt: „Die Anheftung des ersten Kiemenbogens an den Zungenbeinkörper erfolgt bei den mit einem Ventralsegment versehenen Gattungen meist in ziemlich fester Weise. Der kegelförmige Zungenbeinkörper endigt bei diesen Gattungen nämlich an der ventralen Seite seines hinteren Endes, in zwei für das vordere Ende des dem ersten Kiemenbogen jeder Seite angehörigen Ventralsegmentes genau passende Flächen. An diese sind die entsprechenden Ventralsegmente durch fibröses Gewebe dicht, aber beweglich angeheftet." „In der Regel ist auch der zweite Kiemenbogen in ein Ventral- und Dorsalsegment zerfallen. Am deutlichsten und ganz die Form des dem ersten Kiemenbogen angehörigen Ventralsegmentes wiederholend ist dasselbe bei den Larven der Salamandrinen gebildet. Sein vorderes Ende ist genau so an den Zungenbeinkörper, durch dessen Dorsalfläche, näher angeheftet, wie das dem ersten Kiemenbogen angeheftete Ventralsegment. Das hintere Ende dieses Ventralsegmentes ist dann an das zugehörige Dorsalsegment ebenso wie bei dem ersten Kiemenbogen durch fibröses Gewebe eingelenkt." Und weiter: „Die vorderen Enden

der Dorsalsegmente aller Kiemenbogen sind nicht nur an ihre Ventralsegmente — wenn deren vorhanden sind — sondern auch aneinander durch fibröses Gewebe beweglich angeheftet.“

Wiedersheim (1877) gibt in seinem Werke „Ueber das Kopfskelett der Urodelen“ nur eine ganz kurze Darstellung des Visceralskelettes, die zu den Resultaten der früheren Forscher nicht viel Neues hinzufügt. Eine Angabe von Wiedersheim ist insofern von Interesse, als er das Basibranchiale I als einen nach hinten auslaufenden, sehr früh verknöchernden Stiel, der außerdem kaudal gegabelt ist, schildert. Da jedoch die Gattung nicht genannt wird, so könnte man daraus schließen, daß sich diese Angabe (bezüglich der terminalen Gabelung) auf alle Vertreter der Salamandriden bezieht, obwohl es aus mancherlei Gründen nicht sicher anzunehmen ist. Uebrigens wird von allen Forschern eine terminale Gabelung des Copulastiels unter den Salamandriden für Triton als nicht vorhanden angegeben.

Auch Ferd. Walter (1887) gibt in seinem „Visceralskelett der Amphibien und Reptilien“ nur eine ganz allgemeine Besprechung des Kiemenbogenskelettes, wobei weder die Entwickelungsgeschichte noch die Vorgänge der Metamorphose näher berücksichtigt werden.

In den bisherigen Untersuchungen ist die histologische Seite der Sache fast völlig unberücksichtigt geblieben und der erste, der dieselbe neben der bisher nahezu ausnahmslos betrachteten morphologischen behandelte, war Stöhr (1880), der in seiner „Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels“ die erste Entstehung des Hyobranchialskelettes sehr eingehend darstellte. In bezug auf die erste Verknorpelung der Kiemenbogen bei den Urodelen gilt immer noch seine Annahme, nach der die Kiemenbogen einheitlich verknorpeln, und erst sekundär in die einzelnen Segmente zerlegt werden. Seine Untersuchungen erstrecken sich aber nur über die frühesten Larvenstadien.

Der chronologischen Folge nach wären hier die Arbeiten von Parker (1877, 1882) zu erwähnen. Da aber die grundlegenden Arbeiten der neuesten Zeit, diejenigen von Drüner (1901, 1904) und Gaupp (1904, 1905), sich an die ersteren anschließen und die zu Recht bestehenden Resultate enthalten, so gehe ich direkt auf diese über.

In den „Studien zur Anatomie der Zungenbein-Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen“ gibt Drüner eine nach allen Punkten hin erschöpfende Schilderung der Formverhältnisse des ausgebildeten larvalen und umgewandelten Hyobranchialskelettes.

Seine Darstellung geht in die feinsten morphologischen Einzelheiten, auf die Vorgänge der Verknorpelung und der Segmentation geht er jedoch nicht näher ein.

Die allgemeinen Fragen nach der Entstehung, Gliederung und der Verbindungsweise der Skeletteile im Bereiche des Hyobranchialskelettes, wie auch die Frage nach der Nomenklatur dieser Teile wurden von GAUPP im „Hyobranchialskelett der Wirbeltiere" in fundamentaler Weise behandelt. In der älteren Literatur und auch vielfach in neueren Zeiten werden die hyobranchialen Skeletteile nach den verschiedensten Gesichtspunkten benannt und erst GAUPP verdanken wir die Einführung einer klaren, einheitlichen und jedes Mißverständnis ausschließenden Nomenklatur. Da im folgenden dieselbe beibehalten werden soll, so möge sie hier angegeben sein, um spätere Wiederholungen zu vermeiden. Nach dieser Nomenklatur werden die dem Hyobranchialskelett zugehörigen paarigen, in der Mittellinie durch die Copula zusammenhängenden fünf Visceralbogen in nachstehender Weise bezeichnet:

Der auf den Kieferbogen folgende zweite Visceralbogen — Zungenbeinbogen — wird Hyale, sein kleiner vorderer Abschnitt Hypo-, der größere hintere Ceratohyale genannt. Die beiden Segmente des dritten und vierten Visceralbogens, — erster und zweiter Branchialbogen — werden in derselben Weise bezeichnet, das vordere Segment Hypo-, das hintere Ceratobranchiale I bezw. Hypo- und Ceratobranchiale II. Und analog der fünfte und sechste Visceralbogen — dritter und vierter Kiemenbogen — da sie nur aus dem hinteren Abschnitte bestehen, als Ceratobranchiale III und IV. Für das mittlere Verbindungsstück bleibt der eingebürgerte Name Copula.

Die Bestandteile des Zungenbeins, Os hyoides, werden nach denjenigen bezeichnet, aus denen sie durch Umwandlung während der Metamorphose entstehen. Das Ceratohyale der Larve wird somit nach der Umwandlung als Cornu hyale, die beiden Teile des ersten Kiemenbogens, Hypo- und Ceratobranchiale I als Cornu branchiale I, der Rest des zweiten Bogens, Hypobranchiale II als Cornu branchiale II bezeichnet. Die larvale Copula als Zungenbeinkörper, Corpus ossis hyoidei.

Auch für die Art der Verbindungen wie sie im Bereiche des Hyobranchialskelettes auftreten, führte GAUPP neue Bezeichnungen ein, die eine den feineren Zusammenhängen gerechter werdende Einteilung gestatten. Von den in der Anatomie zu unterscheidenden kontinuierlichen und diskontinuierlichen Verbindungen haben wir

es im Hyobranchialskelett der Urodelen nur mit der ersteren Art zu tun, da hier keine Gelenke im anatomischen Sinne auftreten. In der kontinuierlichen Verbindung unterscheidet GAUPP noch eine homo-, hetero- und homöokontinuierliche.

Die erstere dieser Bezeichnungen wird dort angewendet, wo zwei histologisch gleichwertige Skeletteile ununterbrochen und ohne Gewebsänderung, einheitlich ineinander übergehen. (Wenn z. B. zwei Knorpelstäbe miteinander so verschmolzen sind, daß sie nur einen einheitlichen Stab bilden.)

Als heterokontinuierliche Verbindung betrachtet GAUPP eine solche, die durch ein Gewebe anderen Charakters erfolgt, wenn nämlich zwei Knorpelstäbe durch eine bindegewebige Zwischenschicht zusammenhängen. (Syndesmotische Verbindung.)

Homöokontinuierlich heißt endlich diejenige Verbindungsart, bei der zwei Skelettelemente durch ein Gewebe verbunden werden, das histologisch dem der zusammenhängenden Teile sehr nahe steht, also sich von diesen nur durch eine geringe Modifikation unterscheidet. Diese letzte Art der Verbindung beobachtete GAUPP jedoch nur bei den Anuren.

Was die speziellen Angaben der hier kurz angeführten Literatur anbelangt, so werden dieselben im Laufe der Darstellung, die sich hauptsächlich auf die Arbeiten von STÖHR, DRÜNER und GAUPP stützt, sowie auch die Ergebnisse von KALLIUS, insofern sie mit meinen Resultaten nicht übereinstimmen, noch weiter unten angeführt werden. Damit wollen wir den historischen Ueberblick über unseren Gegenstand als abgeschlossen betrachten, und gehen zur Vorführung der eigenen Arbeit über, wobei das zunächst folgende Kapitel die Methode und Hilfsmittel derselben schildert.

Methode.

Für die Untersuchung dienten selbstgezüchtete Larven von Triton alpestris LAUR., intrauterine und eben ausgeschlüpfte Larven von Salamandra atra LAUR. Dieselbe mußte sich infolge von technischen Schwierigkeiten auf diese beiden Vertreter der Salamandriden beschränken. Und zwar lagen die Schwierigkeiten in der Beschaffung von Material, hauptsächlich aber in der mühsamen und zeitraubenden Einbettungsmethode, in der Herstellung von lückenlosen Schnittserien und in der Anfertigung von Plattenmodellen. Es wurden von allen Stadien des Triton alpestris Schnitt-

serien angefertigt, und zwar während der ersten 4 Wochen im Altersunterschied von je 2 Tagen, später in einem solchen von 8 Tagen, da ungefähr von diesem Zeitpunkte an bis zum Eintritt der Metamorphose nur geringe Unterschiede auftreten. Die jüngsten von den untersuchten Exemplaren waren eben aus der Eihülle ausgeschlüpfte Larven von 9 mm Länge, die ältesten, ca. 3 Monate alt, haben sämtlich im Aquarium die Metamorphose durchgemacht. Zur Bestimmung der Altersstufen der Larven von Salamandra atra mußten äußere Merkmale herangezogen werden, wie: die Gesamt- und die Kopf-Afterlänge, die Länge der Kiemen, die Größe des Dotterbauches, Ringelung, Farbe usw. Junge Larven wurden hauptsächlich in der Sublimat-Pikrinsäuremischung nach Rabl (1894) fixiert. Von anderen Fixierungsmitteln bewährten sich für ältere Larven am besten die verschiedenen Mischungen, wie: Chrom-Pikrinsäure, Sublimat-Chromsäure und Sublimat-Pikrinsäure. Sublimat allein ergab keine guten Resultate, insofern die Objekte brüchig und spröde wurden. Sie wurden aus absolutem Alkohol in Zedernholzöl übergeführt und in diesem ohne jeden Nachteil oft monatelang aufbewahrt. Zur Einbettung wurde eine Mischung aus hartem und weichem Paraffin benutzt, deren quantitative Zusammensetzung in Abhängigkeit von der Lufttemperatur bestimmt wurde. Die Objekte wurden je nach dem Alter 4—8 Stunden im Paraffinofen gehalten und das Paraffin viermal gewechselt. Zum Zwecke der Rekonstruktion wurden sie dann in dem mit einer Richtfläche versehenen Bornschen Apparate eingebettet.

Im allgemeinen befolgte ich bei dieser Operation die ausführlichen Angaben von Peter (Methoden der Rekonstruktion). In manchen Punkten nur wurden kleine Aenderungen eingeführt. So z. B. war ein einmaliges Eintauchen des Blockes in Paraffin ungenügend und erst ein zwei- oder dreimaliges in überhitztem Paraffin gibt einen Ueberzug, der der Richtebene beim Schneiden einen genügenden Schutz gewährt. Die so eingebetteten Objekte wurden mit dem Reichertschen Mikrotom in Schnitte von 10—20 μ Dicke zerlegt. Der von Peter zum Anstreichen der Richtebene empfohlene schwarze Schuhlack „Nubian waterproof blacking“ erwies sich als zweckentsprechend, da er auf den Schnitten reine tiefschwarze Linien ergab. Es stellte sich aber heraus, daß dieses Präparat in absolutem Alkohol leicht löslich ist, und ebenso den langen Manipulationen des Nachfärbens nicht standhält. Wo Nachfärbung unerläßlich war, wurde der mit Schnitten bedeckte Objekt-

träger für einen Augenblick in eine Mischung von gleichen Teilen absolutem Alkohol, Aetheralkohol und Kollodium eingetaucht, welche auf dem Objektträger ein homogenes Häutchen hinterläßt.

Das Kollodiumhäutchen ermöglicht das Nachfärben, wobei aber absoluter Alkohol durch ein anderes Medium, z. B. Amylalkohol, ersetzt werden muß. Für die Färbung in toto wurde Hämalaun, Ehrlichs Hämatoxylin und Boraxkarmin und Jodgrün verwendet. Nach Boraxkarmin allein wurden die Schnitte in Bleu de Lyon (in 70-proz. Alkohol gelöst) nachgefärbt, welches den Knorpel durch intensiv blaue Färbung sehr markant von der roten Umgebung abhebt.

Im Anschluß an diese Schnittserien habe ich auf Grund einer besonderen Anregung von Herrn Professor Lang auch die Aufgabe zu lösen versucht, dieselben zur Herstellung von Plattenmodellen zu verwerten. Diese letzteren geben dann eigentlich erst ein anschauliches und übersichtliches Bild der äußeren Form des Skelettes.

Bei der Anfertigung wurde nach der Born-Peterschen Methode verfahren und diese insofern modifiziert, daß anstatt Wachs Kartonplatten von ganz bestimmter Dicke benutzt wurden. Wenn die Schnitte bei starker Vergrößerung gezeichnet sind und die Platten entsprechend dicker werden sollen, können einfache oder doppelte Kartoneinlagen verwendet werden. Die Schnitte (ein jeder oder jeder zweite) wurden auf Briefpapier gezeichnet und auf Karton pausiert, da die Zeichnungen auch nach Aufbau des Modells eine wünschenswerte Kontrolle liefern. Die meisten Brücken wurden sofort nach Aufkleben der Platten abgeschnitten, die übrigen erst, nachdem das Modell vollständig fertig, mit Wachs überzogen und montiert war, gleichzeitig mit der Richtebene entfernt.

Nach diesen kurzen Angaben über die Herstellung soll, besonders um sich auf dieselbe späterhin stützen zu können, zunächst übergegangen werden zur

Beschreibung der Modelle.

Da die Formverhältnisse des Hyobranchialskelettes von Salamandra atra und Triton alpestris bis zur Metamorphose fast in allen Punkten vollständig übereinstimmen, so werden hier die Modelle, ohne Rücksicht auf die Gattung der sie entstammen, in einer Reihenfolge beschrieben, welche die fortschreitende Entwickelung und Umwandlung in einer anschaulichen Weise wiedergibt.

Modell I (Fig. 1a und b, Taf. 4).

Hyobranchialskelett einer 12 mm langen Larve von Salamandra atra. Vorknorpelstadium.

Das Skelett besteht aus zarten ungegliederten Spangen, die mit der Copula ein knorpeliges Kontinuum bilden.

Der Hyalbogen und die 4 Kiemenbogen haben eine fast horizontale Lage und sehen wie Aeste aus, die von einem schlanken Mittelstück, der Copula, nach beiden Seiten hin sich abzweigen. Von den 4 Kiemenbogen erreichen die 2 letzten die Copula nicht und werden von dem zweiten Bogen getragen, so daß er wie eine dreizähnige Gabel aussieht. Der Hyalbogen stellt einen langen, dünnen Stab dar, der keine Gliederung in ein Hypo- und Ceratohyale aufweist. Er ist in sagittaler Richtung verbreitert, in frontaler verschmälert. Sein hinteres Ende ist etwas verdickt und abgerundet und kaudal und medial leicht gebogen.

Die Gestalt des 1. Kiemenbogens entspricht fast vollkommen derjenigen des Hyalbogens, auch dieser bildet noch einen einheitlichen ungegliederten Stab, der außer durch die Copula in keinem anderen Zusammenhang mit den übrigen Kiemenbögen steht. Er ist ebenfalls sagittal verbreitert und frontal verschmälert, erscheint aber etwas länger als der Hyalbogen, und sein hinteres Ende ist nach derselben Richtung gebogen, dabei aber etwas stärker verbreitert und abgeplattet und läuft in eine Spitze aus.

Der 2. Kiemenbogen ist noch zarter gestaltet als der 1. Sein vorderer Abschnitt, der sich später als das Hypobranchiale II von dem weiter distal gelegenen Ceratobranchiale II abgliedert, ist ein rundlicher, sehr schlanker Knorpelstab und liegt ganz dicht hinter dem (späteren) Ceratobranchiale I, dieses fast berührend. Sein distales Ende geht wie am 1. Bogen ununterbrochen einheitlich in das Ceratobranchiale II über. Dieses ist wie das Ceratobranchiale I abgeplattet und nach hinten hin nur unbedeutend verbreitert.

Die Ceratobranchialia III und IV sind rundliche Stäbchen, von denen das erstere dem Ceratobranchiale II an Länge gleichkommt, das letztere aber kürzer und etwas dicker ist. Ihre vorderen Enden vereinigen sich zu einer Spange, die mit dem Hypobranchiale II einen offenen Winkel bildet. Die hinteren Enden der drei letzten Ceratobranchialia sind nicht beiderseits gleich ausgebildet, die der rechten Seite endigen frei, die der linken verbinden sich untereinander, wobei das Ceratobranchiale IV

in einen sich dem III. anschmiegenden Zipfel ausgezogen ist. Wie oben schon erwähnt, nimmt das Ceratobranchiale I an dieser Verbindung keinen Anteil.

Die Copula, ein einheitlicher Knorpel, besteht aus zwei Abschnitten: einem ventralen und einem dorsalen, die dicht übereinander liegen und nach vorn in einen halsförmigen Teil zusammenfließen. An diesen vordersten Teil der Copula setzen sich seitlich die vorderen, etwas verjüngten Enden der Hyalia an. Der ventrale Copulaabschnitt ist plattenförmig verbreitert und ganz leicht gewölbt; seitlich geht er in die vorderen Enden des Hypobranchiale I über, nach hinten läuft er in ein rundliches Stäbchen, den Copulastiel, aus. Der dorsale Abschnitt stellt ein verhältnismäßig dickes Stäbchen dar, dessen kaudalem Ende die beiden lateralwärts divergierenden Hypobranchiale II entspringen.

Das ganze Skelett ist aus Vorknorpel aufgebaut und alle Skeletteile gehen einheitlich ineinander über.

Modell II (Fig. 3a und b, Taf. 5).

Hyobranchialskelett einer 10 mm langen, 4 Tage alten Larve von Triton alpestris.

Das Hyobranchialskelett ist auf diesem Stadium noch aus Vorknorpel aufgebaut, in der Form aber fast vollständig ausgebildet. Die Skeletteile sind schärfer herausgearbeitet und kräftiger entwickelt als bei der Larve von Salamandra atra (Modell I). Das Hyale und die 4 Branchialia haben ihre frühere horizontale Lage verlassen und verlaufen jetzt schräg nach hinten und seitwärts.

In dem knorpeligen Kontinuum lassen sich schon teilweise die einzelnen Abschnitte unterscheiden, die jedoch nicht deutlich dargestellt sind, da sie nur sehr unvollständig abgegliedert und von einem gemeinsamen Perichondrium umgeben sind. — Der Zungenbeinbogen stellt einen einheitlichen, geraden Stab von kreisrundem Querschnitt dar. Ein Hypo- und Ceratohyale ist an ihm noch nicht zu unterscheiden. Sein vorderes Ende ist etwas abgeplattet und winklig gebogen, das hintere ist zipfelartig ausgezogen.

Der 1. Kiemenbogen ist im Verhältnis zum Hyalbogen und den anderen Kiemenbogen am kräftigsten entwickelt. Ein Hypo- und Ceratobranchiale I wird hier insofern unterscheidbar, als sein vorderer Abschnitt eine ziemlich starke medial gerichtete konvexe Auskrümmung nach dem Hypobranchiale II hin zeigt, die auf eine

an dieser Stelle sich später deutlicher auszubildende Gliederung hinweist. (Ein Querschnitt durch diese Stelle ist in Fig. 5, Taf. 7 abgebildet.)

Das Ceratobranchiale I ist ein frontal verbreiterter, sagittal abgeplatteter Knorpel, etwas länger als das Hypobranchiale I und medial- sowie dorsalwärts leicht gebogen. Sein hinteres Ende trägt einen Knorpelzipfel, der mit demjenigen des Ceratobranchiale II eine Verbindung eingeht. Eine mediale Verbindung des Ceratobranchiale I mit dem zweiten Kiemenbogen besteht auf diesem Stadium nicht.

Am 2. Branchialbogen ist das Hypobranchiale II vom Ceratobranchiale II nicht abgesetzt. (Eine Andeutung der Abgliederung besteht hier ebenso wie am 1. Kiemenbogen, kann aber nur in der feineren histologischen Struktur nachgewiesen werden.) Das Hypobranchiale II ist ein schlanker rundlicher Knorpelstab, der dem Hypobranchiale I ganz dicht anliegt und ziemlich stark nach innen gewölbt ist, so daß die Verbreiterung desselben direkt in diese Wölbung zu liegen kommt. Die Ceratobranchiale II und III sind ungefähr gleich gestaltete, leicht medialwärts gebogene, rundliche Knorpelstäbchen. Das vordere etwas verdickte Ende des letzteren setzt sich seitlich an das mediale Ende des ersteren an. Das IV. Ceratobranchiale ist bedeutend kürzer, zeigt keine mediale Biegung, sein vorderes Ende verbindet sich seitlich mit dem III. in derselben Weise wie dieses mit dem II. Die hinteren Enden aller vier Ceratobranchiale sind dorsalwärts aufgerichtet und durch die wohlentwickelten Commissurae terminales jederseits untereinander verbunden.

Die beiden Abschnitte der Copula sind in dorso-ventraler Richtung weiter auseinandergerückt als bei der vorigen Larve. Der ventrale hat die Form einer dreieckigen gewölbten Platte, deren lateral-hintere Ecken homokontinuierlich knorpelig in die beiden Hypobranchiale I übergehen. Nach hinten hin setzt sich diese ziemlich breite Platte in den Copulastiel, ein verhältnismäßig dickes zylinderförmiges, kaudal abgerundetes Stäbchen fort. Der dorsale Copulaabschnitt ist ungefähr stäbchenförmig gestaltet. Sein hinterer Teil geht kontinuierlich in die beiden einander genäherten vorderen Enden des Hypobranchiale II über. Das orale Ende der Copula schließt sich an die vorderen winklig gebogenen Enden der Hyalia, die ihr wie eine quergestellte Spange aufsitzen, an (Fig. 3, Taf. 7).

Modell III (Fig. 4a und b, Taf. 5).
Hyobranchialskelett einer 30 mm langen (ungefähr 8 Wochen alten) Larve von Triton alpestris.

Das Hyobranchialskelett zeigt die Segmentierung vollendet und alle Skeletteile auf der Höhe der larvalen Ausbildung. Der Zungenbeinbogen und die 4 Kiemenbogen stellen jetzt kräftig entwickelte gegliederte Knorpelstäbe dar, die sich der Medianlinie bedeutend genähert haben.

Der Zungenbeinbogen ist in ein Hypo- und ein Ceratohyale gegliedert. Das erstere stellt ein kleines Knorpelstückchen dar, das nach vorn spitz zulaufend vor dem oralen Ende der Copula, dieser seitlich anliegt und mit ihr durch ein elastisches Bindegewebspolster verbunden ist (Fig. 6, Taf. 7). Gegen das Ceratohyale ist es weniger deutlich, durch eine dünne bindegewebige Zwischenschicht, abgesetzt (Fig. 7, Taf. 7). Letztere ist ungefähr sensenförmig gestaltet. Der Querschnitt des vorderen Teiles von kreisrunder Gestalt, der des mittleren dagegen stellt ein Dreieck mit abgerundeten Ecken dar. Es verbreitert sich nach hinten in frontaler Richtung und erhält eine ventrale und dorsale Kante. Die ventrale endigt in einem eckigen Vorsprung, die dorsale läuft am hinteren Ende in einen zugespitzten Knorpelzipfel aus. Dem 1. Kiemenbogen liegt das Hyale sehr dicht an, so daß der dorsale Knorpelzipfel dieses berührt.

Der erste Kiemenbogen ist wie bei der jüngeren Tritonlarve (Modell I) auch hier der kräftigste Knorpel des ganzen Kiemenbogenskelettes. Er besteht aus einem kürzeren Hypo- und einem längeren Ceratobranchiale I. Das Hypobranchiale I, in der ganzen Länge von dreieckigem, an den Ecken abgerundetem Querschnitt, verdickt sich nach hinten hin zu einer Keule, deren kaudales Ende eine breite Verbindungsfläche für das Ceratobranchiale I trägt (Fig. 9, Taf. 7). Dasselbe ist ein in sagittaler Richtung verbreiterter Knorpelstab, auf dem Querschnitt länglich-oval mit Zuspitzung auf einer Seite, so daß eine ziemlich scharfe dorsale Kante entsteht. Sein vorderes Ende ist zu einem Köpfchen verdickt, das neben der breiten Verbindungsfläche für das I. Hypobranchiale eine kleinere mediale für das II. trägt. Das hintere Ende schließt ventral mit einem eckigen Vorsprung, dorsal mit einem ausgezogenen Knorpelzipfel ab. Das Hypobranchiale II ist ein schlanker drehrunder Knorpel. Sein kaudales Ende trägt zwei Verbindungsflächen: eine laterale für das I. Ceratobranchiale und eine größere

kaudale für das verdickte Köpfchen des II. Die vorderen Enden der Ceratobranchiale II und III sind vorn zu kleinen Köpfchen verdickt, die ebenfalls zwei Verbindungsflächen tragen. Ersteres hat eine schon oben genannte vordere Fläche für die Verbindung mit dem Hypobranchiale II und eine gleichgroße mediale für das Köpfchen des Ceratobranchiale III. Dieses verbindet sich lateral mit dem letzteren, medial mit dem Ceratobranchiale IV.

Dieses IV. ist dicker als die zwei vor ihm gelegenen Ceratobranchialia und flach S-förmig gebogen. Sein vorderes Ende setzt sich lateral an dasjenige des Ceratobranchiale III an.

Alle oben genannten Verbindungen werden durch Syndesmosen gebildet. Die hinteren Enden der Ceratobranchialia sind gebogen und in Knorpelzipfel ausgezogen, die dorsal durch die knorpeligen Comm. term. verbunden werden.

Die Copula besteht wie gewöhnlich aus dem dorsalen stäbchenförmigen und dem ventralen rundlichen, gewölbten Abschnitt. Zwischen beiden Teilen befindet sich von hinten her ein tiefer Einschnitt. Der dorsale Copulateil ist etwas länger und trägt kaudal die beiden benachbarten Ansatzflächen für die vorderen Enden der Hypobranchiale II (Fig. 8, Taf. 7). Der ventrale Abschnitt geht am dorso-lateralen Umfang homokontinuierlich knorpelig in die beiden Hypobranchialia I über; sein kaudaler Rand setzt sich nach hinten in den Copulastiel fort, dessen hinteres Ende von einer feinen Knochenlamelle umgeben ist und seitlich vorstehende Ränder trägt (Fig. 10, Taf. 8).

Modell IV (Fig. 2a und b, Taf. 4).

Hyobranchialskelett einer 40 mm langen Larve von Salamandra atra.

Dieses Hyobranchialskelett entstammt einem am Ende der Larvenperiode stehenden Tiere und zeigt die ersten Andeutungen der nahe bevorstehenden Metamorphose.

Der Zungenbeinbogen und die Kiemenbogen übersteigen an Mächtigkeit bei weitem die viel zarter gestalteten Knorpelstäbe der etwas jüngeren Tritonlarve und weisen eine viel deutlicher ausgebildete Gliederung auf. Der erstere ist von der Copula abgegliedert und steht in keinem Zusammenhange mehr mit dem übrigen Hyobranchialskelett. Sein vorderes Segment, das Hypohyale, stellt ein kurzes flaches, fast quergestelltes Knorpelstäbchen dar, das vom Ceratohyale durch eine halsförmige Einschnürung abgegliedert und mit ihm syndesmotisch verbunden ist (Fig. 11,

Taf. 7). Sein mediales Ende liegt seitlich neben der vorderen Spitze der Copula in Bindegewebe eingebettet.

Das Ceratohyale ist viel mächtiger entwickelt als dasjenige der Tritonlarve (Modell III). Fast noch dicker als der 1. Kiemenbogen, steht es diesem auch in der Länge nur wenig nach. Es ist medial und ventral leicht gebogen und liegt mit seinem hinteren Ende dem Ceratobranchiale I auf. Das vordere Ende des Ceratohyale ist auf dem Querschnitt dreieckig, mit abgerundeten Ecken, nach hinten zu verschmälert es sich in frontaler und verbreitert sich in sagittaler Richtung, so daß eine dorsale und eine ventrale Kante entsteht. Die dorsale Kante verliert sich noch vor dem hintersten Ende, welches mit einem Knorpelzipfel abschließt, die ventrale Kante endigt in einem flachen Vorsprung.

Das Hypobranchiale des 1. Kiemenbogens stellt einen ziemlich kurzen und dicken Knorpelstab dar. Sein vorderes Ende ist von dem ventralen Copulaabschnitt schon abgegliedert, und an der Stelle der früheren knorpeligen Kontinuität ist eine trennende Bindegewebsschicht aufgetreten. Der vorn auf dem Querschnitt ovale Knorpel verdickt sich nach hinten und nach dem Hypobranchiale II hin zu einer Keule mit ebenflächiger Basis, deren lateraler Teil die Verbindungsflächen für das Ceratobranchiale I liefert.

Das Ceratobranchiale I stimmt in seiner Form ungefähr mit dem Ceratohyale überein. Es ist ebenfalls sagittal verschmälert und frontal verbreitert, die ventrale Kante tritt aber stärker hervor als am Ceratohyale. Sein vorderes, medial kopfartig verdicktes Ende trägt drei Verbindungsflächen: eine vordere für das hintere Ende des Hypobranchiale I, und zwei nebeneinander liegende seitliche für das Hypo- und Ceratobranchiale II.

Alle diese Knorpelsegmente sind untereinander syndesmotisch verbunden. Das Ceratobranchiale I liegt nicht in der Verlängerung des Hypobranchiale I, sondern verläuft schräg seitwärts, und infolgedessen sieht der 1. Kiemenbogen wie geknickt aus.

Das Hypobranchiale II, viel zarter und viel schlanker als das Hypobranchiale I, ist von kreisrundem Querschnitt und etwas seitwärts herausgebogen. Sein hinteres Ende verbindet sich seitlich mit dem Ceratobranchiale I, kaudal mit dem Ceratobranchiale II. Dieses wie auch das Ceratobranchiale III sind gegeneinander abgeplattet und ihre vorderen Köpfchen tragen vorn und seitlich die bekannten bindegewebigen Verbindungs-Zwischenschichten. Das Ceratobranchiale II hat eine vordere, eine mediale und eine laterale,

— das Ceratobranchiale III eine vordere und eine laterale. An diese letztere Fläche setzt sich das vordere Ende des Ceratobranchiale IV an. Die hinteren Enden der Ceratobranchialia sind wie gewöhnlich gebogen und durch Knorpelzipfel dorsal untereinander verbunden.

Die Gestalt der Copula weicht von derjenigen der Tritonlarve (Modell III) bedeutend ab. Infolge der Abgliederung des Hypobranchiale I hat sie den Hauptabschnitt der ventralen gewölbten Platte verloren, von der nur noch ein kleiner vorstehender Rand geblieben ist. Gleichzeitig mit dem Hypobranchiale I hat sich auch der Copulastiel abgegliedert, hängt aber mit den seitlichen Rändern des Hypobranchiale I knorpelig zusammen. Sein hinteres Ende trägt zwei große, seitliche Knorpelzipfel, die Cartilago triangularis.

Der dorsale stäbchenförmige Teil ist in die Länge gewachsen, sein hinteres Ende trägt die beiden kaudal gestellten Ansatzflächen für die syndesmotische Verbindung mit dem Hypobranchiale II (Fig. 12, Taf. 7). Hinter dem oralen Ende dieses dorsalen Stäbchens entspringen seitlich zwei kleine quergestellte Knorpelstäbchen, die zu dieser Zeit schon gebildeten hinteren Radien.

Modell V (Fig. 5a und b, Taf. 6).

Hyobranchialskelett einer 30 mm langen Larve von Triton alpestris während der Metamorphose.

Das Modell stellt ein Hyobranchialskelett im vorgeschrittenen Stadium der Metamorphose dar, auf welchem zwar alle Skelettteile des definitiven Zungenbeins ausgebildet sind, in ihrer Gestalt aber und der gegenseitigen Lage Abweichungen von den Verhältnissen beim umgewandelten Tiere aufweisen.

Das Cornu hyale — Ceratohyale ist ein mächtiger, vom übrigen Apparat losgelöster, selbständiger Knorpelstab. Er besteht aus einer vorderen oral abgerundeten, breiten Platte, welche von einer scharfen medialen und lateralen Kante begrenzt ist, und die nach hinten zu in einen unregelmäßig dreikantigen Stab ausläuft. Die Kanten erleiden gemeinsam mit dem Stabe eine sanfte Schraubung nach außen und verlieren sich kaudalwärts ganz allmählich in einer Kuppe, die das kaudale Ende des Knorpelstabes bildet. Die breite Platte liegt dorsal mit ihrer medialen Kante auf dem Cornu branchiale I auf, und verdeckt teilweise seinen vorderen Abschnitt.

Das Cornu branchiale I läßt von der Zartheit dieses Skelett-

teiles im erwachsenen Zustand noch nichts sehen und ist hier ebenso mächtig entwickelt wie das Cornu hyale. Nicht nur in seiner Gestalt, sondern auch in den Beziehungen zur Copula liegt ein bedeutender Unterschied von dem definitiven Cornu branchiale I. Das knorpelige Skelettstück hat sich von der Copula nur unvollständig abgegliedert und ist mit ihr durch Bindegewebe fest verschmolzen (Fig. 20, Taf. 9). Die Abgliederung ist aber wegen des Perichondriums nicht deutlich sichtbar. Es besteht wie im Larvenzustand aus den beiden Segmenten: dem Hypo- und Ceratobranchiale I, die miteinander durch eine breite Verbindungsfläche syndesmotisch zusammenhängen.

Das Hypobranchiale I ist bedeutend länger als das Ceratobranchiale I und stellt einen in derselben Richtung wie das Cornu hyale abgeplatteten Knorpel dar, dessen dorsale Fläche jedoch konvex, die ventrale konkav gewölbt ist. Die hier ebenfalls ausgebildete mediale und laterale Kante ist weniger scharf als am Ceratohyale.

Das Ceratobranchiale I, ist ein ziemlich stark abgeplatteter Knorpel, liegt fast in der Horizontalebene, so daß es mit dem schräg nach außen gerichteten Hypobranchiale I einen stumpfen Winkel bildet. Sein hinteres Ende ist kaudal- und medialwärts leicht gekrümmt und trägt eine bedeutende Verdickung, die kappenförmig abgerundet ist. Sein vorderes verbreitertes Ende trägt, neben der großen Verbindungsfläche für das Hypobranchiale I, medial einen Vorsprung für die Verbindung mit dem Hypobranchiale II.

Dieses ist ein verhältnismäßig schlanker, kreisrunder, nur wenig gebogener Knorpelstab. Sein hinteres Ende ist gegen das Ceratobranchiale I hin verdickt und verbreitert, und lateral mit der medialen Verbindungsfläche desselben bindegewebig verschmolzen (Fig. 22 und 23, Taf. 9). Das vordere Ende des Hypobranchiale II ist von der Copula abgegliedert und hängt mit ihrer kaudalen Fläche durch eine weniger verknorpelte Zone zusammen (Fig. 21, Taf. 9).

Auch die Copula weicht in ihrer Gestalt von dem Zungenbeinkörper des umgewandelten Tieres bedeutend ab. Sie stellt einen massigen Knorpel dar, an dem drei verschieden gestaltete Teile unterschieden werden können: ein ventraler Abschnitt, der die Form eines kurzen und dicken Zylinders hat, trägt kaudal die schräg gestellten, breiten Verbindungsflächen für die vorderen Enden des Hypobranchiale I. Nach vorn verbreitert sich dieser

Copulaabschnitt und bildet oral einen breiten dreieckigen Rand, der vorn einen abgerundeten und lateral zwei zugespitzte, frei endende Knorpelzipfel trägt. Dieselben stellen die Rudimente der Hypohyalia dar (Fig. 19, Taf. 8). Von dem der Copula dorsal aufsitzenden Bügelknorpel ist dieser vordere Rand durch einen schmalen Einschnitt getrennt.

Der dorsale Copulaabschnitt ist stäbchenförmig, bedeutend länger als der ventrale Teil, und trägt kaudal die benachbarten Ansatzflächen für die Hypobranchialia II. Seinem vorderen Ende sitzt der Bügelknorpel auf. Er besteht aus den bekannten drei Teilen: den zwei seitlichen Stäbchen und der mittleren verbindenden Spange (Fig. 19, Taf. 8).

Die kurzen seitlichen Stäbchen sind fast vertikal gestellt, so daß ihre vorderen Enden frei nach vorn ragen. Das hintere Ende besitzt zwei Wurzeln, von denen die ventralen dem seitlichen Umfang der Copula hinter der Ansatzfläche des Hypohyale entspringen. Mit der dorsalen verbindet sich seitlich die mittlere Spange, die einen horizontal gestellten rundlichen, halbkreisförmig gebogenen Knorpel darstellt. Die mittlere Wölbung der letzteren liegt der Copula nicht an, so daß zwischen den beiden Knorpeln eine kleine Lücke entsteht.

Im kaudalen Teil des Skelettes befindet sich ungefähr in der Medianlinie ein Knorpelstäbchen, dessen hinteres Ende zwei seitliche Zipfel trägt, einen kleineren linken und einen größeren rechten (Fig. 24 und 25, 1 bis 6, Taf. 9). Dieses Gebilde kann seiner Gestalt und Lage nach nichts anderes vorstellen als den Rest des Copulastiels, somit eine dem Os thyreoideum des Salamanders homologe Bildung.

Modell VI (Fig. 6 a und b, Taf. 7).

Hyobranchialskelett einer 40 mm langen Larve von Salamandra atra während der Metamorphose.

Das Hyobranchialskelett besteht in diesem Stadium aus 10 miteinander nur lose bindegewebig zusammenhängenden, knorpeligen Skelettstücken, die alle Bestandteile des fertigen Zungenbeines darstellen, die aber noch plump und nicht endgültig geformt sind. Schon auf den ersten Blick liefert dieses Skelett ein anderes Bild als dasjenige von Triton (Modell V) infolge der verschiedenen Gestaltung der Skeletteile.

Das Cornu hyale und die Cornua branchialia I und II stellen nur wenig gebogene Knorpelstäbe dar, die alle fast in derselben Ebene liegen. Auch der Zungenbeinkörper weist gegenüber dem von Triton einen weiteren Fortschritt in der Umwandlung auf.

Das Cornu hyale ist der längste Knorpelstab des ganzen Skelettes. Sein vorderer Abschnitt stellt eine dünne, aber im Verhältnis zum ganzen Skelettstück nur wenig verbreiterte Platte dar mit einer lateralen und einer schärferen medialen Kante. Ungefähr von der Mitte an nach hinten zu verlieren sich allmählich die Kanten und die Platte geht in einen dicken rundlichen Stab über, der leicht gebogen ist und dorsal dem Cornu branchiale I dicht anliegt. Sein kaudales Ende ist schräg abgestutzt. Von der Ventralseite gesehen überdeckt der vordere Teil der Platte fast die beiden Radienpaare.

Das Cornu branchiale ist ebenfalls selbständig. Etwas schlanker als das Cornu hyale, von ovalem Querschnitt, in der ganzen Länge von gleichem Durchmesser, stellt es im Modell einen einheitlichen Knorpelstab dar, an dem ein Hypo- und Ceratobranchiale I nicht zu unterscheiden sind. Auf einem Querschnitt durch das hintere Drittel dieses Knorpels ist jedoch an der Uebergangsstelle noch teilweise die trennende Bindegewebsschicht zu sehen (Fig. 17, Taf. 8). Das vordere Ende des Hypobranchiale I führt eine leichte mediale Drehung aus und ist dem seitlichen Umfang des Zungenbeinkörpers ungefähr in dessen Mitte angefügt und mit ihm bindegewebig verbunden (Fig. 15, Taf. 8). Das hintere Ende des Cornu branchiale I ist kaudalwärts gekrümmt und kugelförmig abgerundet.

Das Cornu branchiale II (Hypobranchiale II) ist ein rundlicher, gerader, schlanker Knorpelstab. Sein vorderes Ende reicht bis an das kaudale des Corpus und ist hier in ein Bindegewebspolster eingebettet (Fig. 16, Taf. 8). Sein hinteres Ende läuft in einen Knorpelzipfel aus, der eine kurze Strecke vor dem hinteren Ende des Cornu branchiale I diesem seitlich anliegt, mit ihm auch bindegewebig verbunden ist.

Der Zungenbeinkörper stimmt im allgemeinen in seiner Gestalt mit dem des umgewandelten Tieres überein. Er stellt einen ziemlich kurzen gedrungenen Knorpel mit abgerundetem oralen und kaudalen Ende dar. In sagittaler Richtung ist er verdickt und an der Ventralseite leicht vorgewölbt. In der Nähe des vorderen Endes entspringen seinem lateralen Umfang zwei quergestellte abgeplattete Stäbchen, die hinteren Radien (Fig. 14, Taf. 8).

Ihre freien Enden divergieren in dorsolateraler Richtung, die medianen sind mit der Copula verschmolzen.

Das vordere Radienpaar liegt in derselben Frontalebene weiter oralwärts. Die vorderen Radien stellen rundliche etwas kürzere Knorpelstäbchen dar mit kuppenartigem vorderen und hinteren Ende. Die hinteren Enden berühren seitlich fast die vordere Corpusspitze und sind hier in Bindegewebe eingebettet. Die freien vorderen divergieren schräg nach der Seite und nach vorn hin.

Median, zwischen den Hypobranchialia II, liegt ein massiver dreieckiger Knorpel, das Os thyreoideum.

Entwickelungsgeschichte.

Auf Grund der im vorhergehenden Kapitel dargestellten technischen Methoden und Veranschaulichungsmittel für die Lösung der vorliegenden Aufgabe sollen in dem hier folgenden die Resultate wiedergegeben werden, zu denen die Untersuchung, die an zahlreichen Exemplaren von Triton alpestris und Salamandra atra vorgenommen wurde, gelangte. Die Schlüsse, zu denen dieselbe führte, stimmen mit den Angaben der bekannten Literatur über das Hyobranchialskelett der behandelten Formen in manchen Punkten nicht überein. Darum werden zunächst die Tatsachen vorgeführt, auf die sich die Folgerungen meiner Untersuchung stützen.

Für die Reihenfolge in der Aufführung der Ergebnisse war vornehmlich der Stand der Entwickelung maßgebend. Ich glaube, dies deswegen besonders betonen zu müssen, weil man von vornherein geneigt wäre, das Alter als maßgebenden Gesichtspunkt zu nehmen. Allein dies ist hier, wo die Entwickelung des Skelettes vor allem anderen interessiert, nicht zulässig, weil für die Vorführung Exemplare gewählt werden mußten, an denen das betreffende Entwickelungsstadium besonders gut ausgeprägt war, und diesbezüglich die Tiere starke individuelle Variationen aufweisen, so daß manchmal ältere in ihrer Entwickelung gegenüber jüngeren zurückgeblieben sind. Da außerdem die frühen Entwickelungsstadien bei Salamandra und Triton völlig übereinstimmen, so wurden aus demselben Grunde wie bei der Beschreibung der Modelle die Larven beider Gattungen gleichzeitig verwendet.

Was die Punkte betrifft, in denen meine Beobachtungen mit denjenigen bekannter Forscher über diesen Gegenstand völlig über-

einstimmen, erlaubte ich mir deren eigene Worte darüber anzuführen, da sie die Sache meist in erschöpfender Weise wiedergeben.

Und nun seien die gewonnenen Ergebnisse der Beobachtungen vorgeführt.

Salamandra atra, 7 mm lang.

Das früheste von den untersuchten Stadien, eine 7 mm lange und etwa 2 Tage alte Larve von Salamandra atra zeigt schon eine deutlich erkennbare Anlage des Hyobranchialskelettes.

Die Formverhältnisse der einzelnen Skeletteile sind auf diesem Stadium noch nicht zu unterscheiden. Die letzteren sind transversal gerichtet; so daß die ganze Anlage in dieser Richtung eine größere Ausdehnung hat als in der Längsrichtung. Das Hyobranchialskelett besteht zu dieser Zeit aus einer medianen Gewebsmasse, der Anlage der Copula, den Hyalia und den ersten zwei Branchialbogen, die sogar distal untereinander verbunden sind; eine mediale Verbreiterung ungefähr in der Mitte des 2. Bogens läßt die Anlage des 3. vermuten. Vom 4. Bogen, ebenso wie vom Copulastiel, ist noch nichts zu sehen. An der medianen Gewebsmasse können auch schon die beiden Abschnitte unterschieden werden. Die auf den vordersten Schnitten noch vollständig undifferenzierte Anlage der Copula verbreitert sich auf weiteren Schnitten in der Transversalrichtung und zerfällt in einen dorsalen und einen ventralen Teil. Diese gehen nach einigen Schnitten gleichzeitig in weitere Teile auseinander, der ventrale in das linke und rechte Branchiale I, der dorsale in den linken und rechten 2. Kiemenbogen.

Alle diese Teile bilden untereinander eine einheitliche ungegliederte Gewebsmasse aus indifferentem embryonalen Gewebe. Die Anlagen bestehen aus Zellen, deren Zellkerne fast den ganzen Zellraum ausfüllen, und deren protoplasmatischer Zellkörper oft nur einen dünnen Ueberzug bildet. An vielen Stellen ist das Protoplasma um den Kern herum so hell und in so winzigen Mengen vorhanden, daß der Zellkörper überhaupt nicht oder nur mit der größten Schwierigkeit nachzuweisen ist. Darunter finden sich aber einzelne Zellen oder Zellkomplexe, deren Zellkörper deutlich zu unterscheiden sind, und an einzelnen Stellen treten sogar schon die Zellgrenzen auf, aber die Gesamtanlagen sind auch dort nicht deutlich umschrieben.

Nach Studnicka (1903) wird von den meisten Autoren[1]) in

---

1) Strasser, Hasse, Schaffer, Retterer.

diesem embryonalen Bindegewebe oder Mesenchym der Ursprung des Knorpelgewebes gesucht.

Auch nach Stöhr (1880) verhält sich dieses Gewebe gerade so „wie die von Strasser beschriebene axiale Gewebsmasse der Extremitäten junger Urodelenlarven“.

Strasser (1879) nimmt bei der Genese des Amphibienknorpels das Vorhandensein einer einheitlichen protoplasmatischen Anlage an. „Zwischen den Kernen“ kommt nach ihm „nur eine verhältnismäßig geringe Menge hellen Protoplasmas, das wenig optisch differenziert erscheint“, vor. „Erst später treten in diesem nicht weiter differenzierten Protoplasma zwischen den einzelnen Kernen die Zellgrenzen auf, indem hier die ersten Grundsubstanzen auftreten.“

Die Anfangsstadien der Bildung von Vorknorpelzellen aus embryonalen Bindegewebszellen können schon in dieser Serie beobachtet werden. Zu einer Zeit, wo die mediane Gewebsmasse nur aus einer vollständig undifferenzierten Anhäufung von Mesenchymzellen gebildet wird, stellen die Anlagen der lateralen Spangen stellenweise schon ein ganz anderes Bild dar. Die Anlage des 1. und 2. Kiemenbogens zeigt die Zellkerne weiter auseinandergerückt, die protoplasmatischen Zellkörper deutlich sichtbar, und die schon entstandenen Zellgrenzen, feine Linien, sind mit den benachbarten verschmolzen und bilden deutliche Scheidewände (Fig. 1, Taf. 7). Diese Scheidewände werden nach vielen Autoren im Innern der Zelle gebildet und stellen ein umgewandeltes verdichtetes Protoplasma dar, welches Studnicka mit dem Namen „Exoplasma“ bezeichnet hat. Dasselbe Verhalten zeigen vorn die Hyalia und die seitlichen Partien der Copula im Uebergang in die Branchialia I, wogegen weiter kaudalwärts die gewebliche Differenzierung im 1. Kiemenbogen und im Zungenbeinbogen noch mehr vorgeschritten ist, die Anlagen weisen dort am Rande stärker abgeplattete Kerne auf und sind dadurch auch deutlicher umschrieben.

Schon aus diesen Andeutungen ist ersichtlich, daß die gewebliche Differenzierung nicht in allen Teilen des Hyobranchialskelettes gleichzeitig auftritt, und daß die lateralen Spangen früher verknorpeln als die mediane Gewebsmasse, und daß außerdem dieser Vorgang von hinten nach vorn schreitet.

Weiter vorgerückt sind die Verhältnisse bei einer jüngeren Larve:

Triton alpestris, 8 mm lang, einen halben Tag alt.

Auf dem Stadium, das hier repräsentiert ist, ist das Hyobranchialskelett insofern in der Entwickelung weiter vorgeschritten, als schon die Anlagen sämtlicher Visceralbogen gebildet sind. Sie hängen untereinander einheitlich zusammen und die Anlage des 4. Bogens bildet einen kurzen Sproß des 3. Die Copula zerfällt in die beiden bekannten Abschnitte, von denen der ventrale eine Verlängerung nach hinten, die Anlage des Copulastiels, aufweist. Dorsal sind alle 4 Kiemenbogen untereinander verbunden.

Die histologische Struktur ist fast noch die gleiche wie bei der vorigen Larve. Mit Ausnahme der Copula, die in ihrer Entwickelung nur wenig weiter gekommen ist, sind die Anlagen der Kiemenbogen, hauptsächlich die der Hyalia und der Branchialia I, von spindelförmigen Zellen mit stark abgeplatteten Kernen deutlich umgeben. Sie bestehen aus Zellen, die einen großen, feingekörnten Kern enthalten, und zwischen welchen die Scheidewände noch deutlicher als früher zu unterscheiden sind. Die Anlagen der drei letzten Bogen zeigen im hinteren Abschnitt dasselbe Verhalten, ihre vorderen Enden bestehen noch aus dem indifferenten embryonalen Gewebe, ebenso wie die Copula und die Anlage des Copulastiels.

Dieses Stadium führt uns zu einem weiteren über, das durch die im folgenden Paragraphen beschriebene Larve dargestellt ist.

Triton alpestris, 9 mm lang, 2 Tage alt.

Das Hyobranchialskelett ist hier in der vollen Zahl der Skelettteile angelegt. Die Lage der Kiemenbogen ist aus der früheren transversalen eine schräg nach hinten gerichtete geworden, nähert sich somit derjenigen, die wir in ausgebildeten Larvenstadien vorfinden.

In der histologischen Struktur weisen die einzelnen Skelettteile Verschiedenheiten auf, die mit dem zeitlich variierenden Auftreten der geweblichen Differenzierung zusammenhängen. Im großen und ganzen befinden sich hier die Gewebsmassen auf jener Stufe der Entwickelung, die dem von Strasser eingeführten Namen „Vorknorpel“ entspricht.

Im Unterschied von den früher beschriebenen Anlagen sind die Zellen noch weiter auseinandergerückt, so daß die protoplasmatische Intercellularsubstanz deutlicher zum Vorschein kommt. Dies bewirkt, daß die Anlagen im Innern bedeutend heller sind als am Umfang, wo die Kerne viel dichter stehen. Infolge der

größeren Differenzierung ist jetzt der Unterschied in der Entwickelung der einzelnen Skeletteile viel ausgesprochener.

Dieser Unterschied tritt gleich in den vordersten Schnitten zum Vorschein. Die Anlage der Copula stellt gemeinsam mit den vorderen Enden der Hypohyalia eine einheitliche breite Platte aus indifferentem Gewebe dar. Aber schon auf den nächsten Schnitten treten in den seitlichen Partien, den Hyalia, deutliche Vorknorpelzellen auf, aus denen der ganze Zungenbeinbogen besteht.

Auch der 1. Kiemenbogen, der hintere Abschnitt des 2. und zum großen Teil der 3. und 4. Bogen sind knorpelig vorgebildet.

Im mittleren Abschnitt der Copula kommen im Innern einige Vorknorpelzellen zum Vorschein, weiter hinten erscheinen keine mehr, dort bleibt das undifferenzierte Gewebe. Ihr median-ventraler Teil mit dem Copulastiel, und der dorsale Abschnitt, der noch sehr kurz ist und kontinuierlich in die beiden Branchialia II übergeht, zeigen noch keine Andeutung der Verknorpelung. Desto bemerkenswerter erscheint das Verhalten des 1. Kiemenbogens, an dem hier schon die später auftretende Gliederung angedeutet ist. An derjenigen Stelle nämlich, an der sich bei älteren Larven das Hypobranchiale I vom Ceratobranchiale I abgliedert, läßt sich eine Gewebsänderung sehen, die darin besteht, daß hier keine Vorknorpelzellen, sondern die ganz indifferenten Bindegewebszellen auftreten. Diese Zwischenschicht geht in das angrenzende Gewebe der schon unterscheidbaren Segmente ganz allmählich über. (Ein Verhalten, das sich übrigens auch bei älteren Larven vorfindet.) An dieser Uebergangsstelle verbindet sich das schon verbreiterte Köpfchen des Ceratobranchiale I medial mit dem 2. Kiemenbogen. Sein Verhalten ist insofern ein abweichendes, als hier sein vorderer Abschnitt, das spätere Hypobranchiale II, noch ganz unverknorpelt ist, während das hintere Segment, das Ceratobranchiale II, schon vollständig vorknorpelig differenziert ist.

Die Ceratobranchialia III und IV bestehen, wie schon oben angedeutet, nur teilweise aus Vorknorpeln, ihre medialen Enden, die noch als Sprosse des 2. und 3. Bogens vorhanden sind, stellen nur Anhäufungen von dichten Kernen dar. Dorsal gehen die hinteren Enden aller 4 Ceratobranchialia ineinander über. Bei

Salamandra atra, 12 mm lang,

deren äußere Formen im Modell I dargestellt sind, sind die Verhältnisse in gewisser Beziehung gegenüber den früher beschriebenen

primitiver, in anderer aber weisen sie eine etwas höhere Entwicklungsstufe auf. Diese gibt sich darin kund, daß das ganze Hyobranchialskelett schon aus einem fast in allen Teilen gleichmäßig entwickelten Vorknorpel aufgebaut ist. STRASSER beschreibt kurz ein gleiches Gewebe mit folgenden Worten: „Zwischen gegeneinander stoßenden Kernen" „finden sich Membranen überall" und „die dichtere Substanz bildet durch das ganze Gewebe ein zelltrennendes Alveolenwerk, in den Alveolen selbst liegen die Zellen". An Stellen, die als etwas älter aufzufassen sind, sind die Zellen größer, die Alveolenstruktur deutlicher, die Anlagen auch deutlicher umschrieben. An manchen Stellen tritt schon ein ganz feiner „hyaliner Saum" auf, der nach STUDNICKA aus den auf den Umfang der Anlagen sich erstreckenden Zellmembranen entsteht. In der Anlage der Copula sind die Zellen noch ziemlich dichtgestellt, die Kerne größer, die Zellgrenzen aber schon sichtbar; nur ist die Alveolenstruktur noch nicht so deutlich ausgebildet, und die ganze Anlage ist nicht an allen Stellen gleichmäßig umschrieben (Fig. 2, Taf. 7). Von einer Gliederung ist nicht die leiseste Spur zu entdecken, alle Teile gehen einheitlich ununterbrochen ineinander über.

Um einen Schritt weiter führt uns die nun folgende Beschreibung eines:

Triton alpestris, 10 mm lang, 4 Tage alt (Modell II).

Der Prozeß der Verknorpelung ist hier weiter vorgeschritten und zeigt den Vorknorpel auf der Höhe der Entwickelung. Einzig in der Copula schreitet dieser Prozeß nur langsam vorwärts. In den seitlichen Skelettspangen ist die Alveolenstruktur noch schärfer ausgebildet, die Scheidewände haben sich verdickt und verbreitert, so daß sie stellenweise schon in Grundsubstanz übergehen, die sich derjenigen des künftigen Knorpels nähert. Nach STUDNICKA hat eine solche Grundsubstanz „noch nicht die Bedeutung einer Knorpelgrundsubstanz, und das Gewebe, das wir da vor uns haben, ist noch kein wirklicher Knorpel". Auch der schon früher angeführte hyaline Saum hat eine größere Ausdehnung erlangt und tritt oft an die Stelle der den Umfang bildenden Bindegewebszellen.

Aber außer diesen Vorgängen treten hier noch neue Entwickelungsmomente hinzu. Die schon bei einer jüngeren Larve (Triton 9 mm) angedeutete Segmentierung des 1. Kiemenbogens hat sich hier auf noch andere Skeletteile erstreckt. So ist das noch einheitliche Hyale mit dem der anderen Seite, vor dem oralen

Ende der Copula, durch das indifferente embryonale Gewebe verbunden (Fig. 3, Taf. 7). Dieses Gewebe geht aber ganz allmählich in den Vorknorpel über, seitlich in den der Hyalia, nach hinten in den der Copula. Er unterscheidet sich nur wenig von demjenigen der letzteren, deren dorsaler Teil nur im Innern die typischen Vorknorpelzellen aufweist, am Rande aber noch von denselben dichtgestellten Zellen mit den großen Kernen umgeben ist. Etwas weiter nach hinten werden auch im Innern die Vorknorpelzellen seltener und es treten in überwiegender Mehrzahl die embryonalen Kerne hinzu. Eine ähnliche, aber nur ganz unbedeutende Aenderung im Gewebe zeigt die Uebergangsstelle des dorsalen Copulaabschnittes in die beiden Hypobranchialia II (Fig. 4, Taf. 7). Ebenso verhält sich das Gewebe an der späteren Abgliederungsstelle im 2. Kiemenbogen, was jedoch noch nicht als eine Abgliederung betrachtet werden kann, denn hier, wie auch in der Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Copula, ist dieser Prozeß erst eingeleitet. Am 1. Kiemenbogen ist er schon etwas weiter vorgeschritten, da zwischen den beiden Segmenten schon eine deutlicher zu unterscheidende bindegewebige Zwischenschicht ausgebildet ist (Fig. 5, Taf. 7).

Es bleibt noch zu bemerken, daß der Copulastiel in der Entwickelung etwas nachsteht. Auch zeigt er hier ein Verhalten, das bei mehreren ganz jungen Tieren beobachtet werden konnte. An der Stelle nämlich, wo sich der ventrale Abschnitt der Copula nach hinten in den Copulastiel verlängert, ist die Vorknorpelstruktur undeutlich, und es tritt hier das bekannte undifferenzierte embryonale Gewebe auf. Es wäre also anzunehmen, daß auf einem gewissen Stadium der Copulastiel vorübergehend im Begriffe ist sich von der Copula abzugliedern, was jedoch nicht zustande kommt, da bei älteren Larven durchweg eine homokontinuierliche Verbindung dieser Skeletteile besteht.

Dieser Vorgang könnte auch anders gedeutet werden, und zwar so, daß der Copulastiel unabhängig von der Copula selbständig verknorpelt und daß der Prozeß der Verknorpelung diese Stelle zuletzt angreift.

Beständiger sind die Verhältnisse bei einer nur wenig älteren Larve von:

Triton alpestris, 13 mm lang, 9 Tage alt.

Der Vorknorpel ist hier in typischen Knorpel umgewandelt und in allen Skeletteilen gleichmäßig ausgebildet. Der Zungen-

beinbogen stellt noch einen einheitlichen Stab dar, ist aber von der Copula bereits abgegliedert. Sein vorderes Ende liegt jedoch der Copula, nur durch das dünne Perichondrium von ihr getrennt, seitlich so dicht an, daß seine Beweglichkeit relativ zu derselben eine nur sehr geringe sein kann. Die Gliederung des 1. Kiemenbogens ist viel deutlicher geworden, die beiden Segmente sind durch eine bindegewebige Zwischenschicht miteinander verbunden. Bei den verschiedenen Exemplaren unterliegt der 2. Kiemenbogen noch Schwankungen in bezug auf seine Gliederung und die Verbindung mit der Copula. In der Regel aber läßt er die beiden Segmente schon unterscheiden; oft ist das hintere Ende des Hypobranchiale II medial mit dem Köpfchen des Ceratobranchiale I knorpelig verschmolzen. Eine deutliche Abgliederung von der Copula war hier nur einmal zu beobachten, in den meisten Fällen besteht diese nur in einer ganz geringen Gewebsänderung, deren Charakter auf p. 81 schon bei einer jüngeren Larve beschrieben wurde. Die Ceratobranchialia II, III und IV sind, wie bekannt, medial untereinander syndesmotisch, distal durch Knorpelkommissuren verbunden.

Da wir damit auf einem Entwickelungsstadium der Larven angelangten, wo die Verhältnisse in ihren wesentlichen Zügen ausgebildet sind und von hier aus die Entwickelung nur allmählich vorwärts schreitet, so werde der Inhalt dieses Abschnittes noch kurz zusammengefaßt und eine Vergleichung seiner wesentlichen Resultate mit den Ergebnissen anderer Forscher vorgenommen.

Zusammenfassung des 1. Teiles.

Die erste Anlage des Hyobranchialskelettes stellt eine ungegliederte Gewebsmasse dar, die aus indifferenten embryonalen Zellen, den Mesenchymzellen, besteht. Dieselben sind anfangs dicht gedrängt und besitzen neben einem sehr großen Kerne nur wenig Protoplasma. Allmählich rücken die Zellen weiter auseinander, werden größer und es entstehen zwischen ihnen Scheidewände, die anfangs sehr dünn sind, später dicker und breiter werden. Gleichzeitig werden auch die Anlagen von dem umschließenden Bindegewebe deutlicher abgegrenzt und von spindelförmigen Zellen mit abgeplatteten Kernen umgeben.

Diese knorpelige Differenzierung erfolgt nicht in allen Teilen des Hyobranchialskelettes gleichzeitig. Zuerst verknorpeln die seitlichen Skelettpartien, zuletzt die mediane Gewebsmasse. Jeder

Bogen verknorpelt selbständig und wird erst später in die einzelnen Segmente zerlegt, indem sich der Vorknorpel oder auch Knorpel an gewissen Stellen, die für die spätere Gliederung vorgebildet sind, lokal in Bindegewebe umwandelt.

Der Prozeß der Verknorpelung fängt jederseits am Zungenbeinbogen an und schreitet medialwärts vor, so daß der Reihe nach zunächst der 1. Kiemenbogen und dann die übrigen verknorpeln. Zuletzt geschieht dies mit der Copula, erst später auch mit dem Copulastiel. Trotzdem daß die Kiemenbogen von vorn nach hinten wachsen, ist der Vorknorpel in den kaudalen Bogenteilen früher ausgebildet als in den vorderen Partien.

Die Gliederung der einzelnen Skeletteile geht mit der geweblichen Differenzierung nicht Hand in Hand und tritt zu den verschiedensten Zeiten auf. Einzelne Skeletteile zerfallen, noch bevor das ganze Kiemenbogenskelett verknorpelt ist, in Abschnitte, andere erst viel später.

Stöhr (1880) gibt für eine 10 mm lange Larve von Triton cristatus, deren Kiemenbogenskelett schon in Knorpel umgewandelt sein soll, an, daß sich der Zungenbeinbogen von der Copula loslöst zu einer Zeit, wo das übrige Hyobranchialskelett noch ein knorpeliges Kontinuum darstellt. Diese Angabe findet, trotzdem daß das Auftreten der Gliederung zeitlich individuellen Variationen unterliegt, in den Resultaten dieser Arbeit keine Bestätigung. Im Gegenteil geht aus den hier angestellten Untersuchungen an einer großen Zahl von Exemplaren hervor, daß die Segmentierung durchweg am frühesten im Bereiche des 1. Kiemenbogens auftritt, und daß erst dann die Ablösung des Zungenbeinbogens eingeleitet wird. Seine vollständige Abgliederung erfolgt erst viel später, nachdem das ganze Hyobranchialskelett in Knorpel umgewandelt ist. Dann lassen sich auch schon die beiden Segmente des 2. Bogens unterscheiden, worauf gewöhnlich das Ceratobranchiale I mit dem Hypo- oder Ceratobranchiale II eine Verbindung eingeht. Dieselbe kann eine bindegewebige oder auch eine knorpelige Verschmelzung sein. Die Ceratobranchialia III und IV haben zu dieser Zeit ihre Selbständigkeit bereits erlangt. Erst nachdem im Bereiche fast aller Skeletteile die Gliederung aufgetreten ist, erfolgt die Abgliederung der Hypobranchialia II vom kaudalen Ende des dorsalen Copulaabschnittes. Dieser Vorgang tritt während des ganzen Larvenlebens zu den verschiedensten Zeiten auf und besteht oft, sogar bei erwachsenen Larven, in einer nur sehr geringen Umwandlung des Knorpels an der betreffenden

Stelle. Ein ähnliches Verhalten zeigt der Zungenbeinbogen, der sehr lange ein einheitlicher Stab bleibt, von dem sich oft erst in einer späten Periode des Larvenlebens das Hyophyale abgliedert.

Eine Angabe Stöhrs, daß sich die ventralen Enden der Hypobranchialia I in einer frühen Periode von der Copula vorübergehend abgliedern sollen, habe ich bei keinem Exemplar von Triton alpestris, auch nicht auf den frühesten Stadien, bestätigt gefunden; die genannten Skeletteile hängen hier miteinander zu allen Zeiten homokontinuierlich knorpelig zusammen.

Dagegen konnte ich bei einigen sehr jungen Larven von Triton beobachten, daß am kaudalen Rand der ventralen Platte der Copula — im Uebergang in den Copulastiel — der Vorknorpel eine ähnliche Aenderung zeigt, wie sie sich in anderen Skeletteilen als erste Andeutung einer Gliederung kundgibt. Es wäre also anzunehmen, daß während einer sehr kurzen Zeit der Copulastiel im Begriff ist, sich von der Copula abzugliedern, was jedoch nicht zustande kommt, da sich dieser Vorgang später niemals wiederholt.

Die Entwickelungsvorgänge im Hypobranchialskelett der Salamanderlarven vollziehen sich im allgemeinen in derselben Weise wie bei Triton, lassen sich aber nicht wie bei diesem stufenweise verfolgen. Bei Triton entsteht die Gliederung in den einzelnen Teilen nur sehr allmählich und kann von den frühesten Stadien an beobachtet werden; bei Salamandra werden diese Vorgänge erst auf einer relativ späteren Entwickelungsstufe sichtbar, aber dann in einem fast schon fertigen Zustande, der während des späteren Larvenlebens nur noch geringe Aenderungen erleidet.

Die Beschreibung eines solchen Stadiums, welches schon eine in allen Teilen ausgebildete Gliederung zeigt, aber noch aus Vorknorpel aufgebaut ist, möge hier noch anhangsweise folgen, wobei sich die Schilderung allerdings nur auf die Beobachtung, angestellt an 2 Larven von Salamandra atra, die eine 22, die andere 23 mm lang, stützen kann.

Bei diesen zeigte sich das Kiemenbogenskelett noch nicht in Knorpel umgewandelt, es bestand in seiner ganzen Ausdehnung aus einem wohlausgebildeten Vorknorpel. Die Formverhältnisse des Kiemenbogenskelettes gleichen ungefähr denjenigen, die wir bei einer jüngeren Larve (12 mm) gesehen haben, denn alle Visceralbogen waren noch in der früheren transversalen Lage, und bei der jüngeren dieser beiden Larven enden die Ceratobranchialia distal frei, eine Knorpelkommissur ist also noch nicht gebildet.

Die Eigentümlichkeit dieser Skelette beruht darauf, daß die Gliederung im Bereiche aller Skeletteile bereits aufgetreten ist.

Der Zungenbeinbogen ist von der Copula losgelöst und hängt mit ihr durch ein dickes Bindegewebspolster zusammen. Bei der älteren dieser Larven ist auch das Hypohyale vom Ceratohyale abgegliedert und durch eine bindegewebige Zwischenschicht mit ihr verbunden. Der 1. und 2. Kiemenbogen sind gegliedert — der zweite weniger deutlich als der erste — und ihre vorderen Segmente, die Hypobranchialia I und II, sind medial miteinander syndesmotisch verbunden. Das Hypobranchiale II ist im Begriffe, sich von der Copula abzugliedern, und auch der Copulastiel ist kaudal schon gegabelt.

Ausgebildete Larvenstadien.

Die Verhältnisse des ausgebildeten larvalen Hyobranchialskelettes von Salamandra und Triton wurden von GAUPP (1904, 1905) und DRÜNER (1901, 1904) sehr eingehend behandelt, es bleibt mir deshalb zu den Angaben der genannten Forscher nur weniges hinzuzufügen.

In der Lebensperiode, die im folgenden dargestellt werden soll, gestaltet sich der Entwickelungslauf einheitlicher als bei den frühen Embryonalstadien. Die aufeinanderfolgenden Altersstufen weisen in ihrem Aufbau nur unwesentliche Unterschiede auf. Bei Triton kann diese Lebensperiode in zwei Hauptstadien eingeteilt werden: das eine, dessen Vertreter ungefähr 15 mm lang und 20 Tage alt sind, stellt in bezug auf die Gliederung erst eine Vorstufe der vollends ausgebildeten Larve dar; das zweite Stadium, ungefähr 25 mm lang, 8 Wochen alt, befindet sich auf der Höhe der Entwickelung und alle Gestaltungen sind in einem Zustande, der sich bis zum Eintritt der Metamorphose nicht mehr ändert.

Ich werde diese beiden Gruppen zusammenfassend behandeln und der Betrachtung je einen Vertreter zugrunde legen, und zwar zunächst für Triton und dann für Salamandra, für welch' letztere eine solche Einteilung der Entwickelung auf dieser Stufe aus früher schon genannten Gründen[1]) nicht zulässig ist.

---

1) Siehe p. 86.

Triton alpestris, 17 mm, 5 Wochen.

Die Gliederung ist mit Ausnahme des Zungenbeinbogens in allen Abschnitten ausgebildet. Wenn aber hier, wie bei den jüngeren und sogar vielen älteren Tritonlarven, von einer Gliederung gesprochen wird, so darf dies nur in einem rein morphologischen Sinne verstanden werden, denn funktionell kann, glaube ich, diese Art der Verbindung, wie sie in den meisten Fällen auftritt, nur eine beschränkte Leistungsfähigkeit liefern.

Ein Beispiel hierfür gibt zunächst das Hyale. Das vordere Ende dieses noch ungegliederten Knorpelstabes ist mit der Copula durch eine dünne Lage von Bindegewebe fest verbunden; an einigen Stellen ist sein Perichondrium mit dem der Copula sogar verwachsen, so daß der Zungenbeinbogen an dieser Stelle höchstens eine kleine Drehung um seine Achse ausführen kann. Die beiden Kiemenbogen sind gegliedert, aber nur im 1. ist der Knorpel an der Gliederungsstelle in deutliches Bindegewebe umgewandelt. Im 2. Bogen ist diese Gliederung fast durchweg weniger entwickelt. Die hinteren Enden der Hypobranchialia I und II sind hier miteinander knorpelig verschmolzen. Das letztere ist von der Copula durch eine mehr oder weniger verknorpelte Zone abgesetzt. Das Ceratobranchiale III trägt vorn die beiden bindegewebigen Verbindungsflächen für das Ceratobranchiale II und IV, letzteres nur eine solche für das Ceratobranchiale III; doch kommt es auch vor, daß die medialen Köpfchen des II. und III. miteinander knorpelig verschmelzen. Die dorsale Knorpelkommissur ist immer gut ausgebildet.

Eine sehr häufige Abweichung zeigt hier der Copulastiel, dessen kaudales Ende nicht abgerundet, sondern frontal verbreitert ist. Diese kaudale Verbreiterung, oder auch Gabelung, kommt bei Tritonlarven so oft vor, daß sie eigentlich nicht mehr als eine Abweichung betrachtet werden kann. Wenn sie auch nicht die Größe der Cartilago triangularis der Salamanderlarven erreicht, so liegt hier trotzdem nur die eine Deutung nahe, in dieser Bildung ein Homologon der genannten Cartilago triangularis zu erkennen. Diese Deutung findet ihre Berechtigung noch in dem Umstande, daß zuweilen dieser Teil des Copulastieles auch während der Metamorphose nicht zugrunde geht, sondern als ein dem Os thyreoideum ähnliches Gebilde erhalten bleiben kann.

Daß sich darüber in den Literaturangaben nirgends eine Erwähnung findet, kann nur einem Uebersehen dieser Tatsache zugeschrieben werden, da sich ja bekanntlich das Fehlen dieser

Bildung als unterscheidendes Merkmal zwischen dem Hyobranchialskelett von Salamandra und Triton angegeben findet.

Triton alpestris, 30 mm lang, ungefähr 8 Wochen alt.

Der Darstellung ist ein Kiemenbogenskelett zugrunde gelegt, dessen Formverhältnisse im Modell III wiedergegeben sind.

Der Zungenbeinbogen ist an der Copula durch ein kleines Bindegewebspolster befestigt, welches ihm eine größere Beweglichkeit verleiht als diejenige ist, die wir bis jetzt gesehen haben (Fig. 6, Taf. 7). Dieses Polster besteht aus sehr großen, dicht gedrängten Kernen, die als kleine Anhäufungen der Copula jederseits anliegen und durch sehr zarte Bindegewebsfasern ihrem lateralen Umfange angeheftet sind. Die Fasern befinden sich nur an der Anheftungsstelle, von der aus sie wie ein Büschel ausstrahlen, das nur die der Copula zunächst gelegenen Kerne erreicht. Die vorderen Enden der Hypohyalia liegen in dem Polster eingebettet, werden aber weiter hinten in ihrer Beweglichkeit etwas beschränkt, da sie noch auf einer kurzen Strecke mit der Copula durch ein dünnes Bindegewebshäutchen zusammenhängen.

Zwischen dem Hypo- und Ceratohyale wie auch zwischen den anderen Segmenten, wo eine bindegewebige Verbindung besteht, zeigt das Bindegewebe überall ein Bild, das demjenigen des embryonalen Vorknorpels sehr ähnlich ist: auch hier die großen, dicht gedrängten Kerne, wenig Protoplasma und im allgemeinen keine Fasern. Diese sind nur an ganz bestimmten Stellen vorhanden, hauptsächlich am Umfang einer Bindegewebsschicht und sind bei Salamandra stärker ausgebildet als bei Triton. Alle solche, aus Knorpel umgewandelte Zwischenschichten werden mit diesem von einem gemeinsamen Perichondrium eingeschlossen.

Da die Visceralbogen nicht in der Längsachse des Tieres liegen, sondern schräg nach außen verlaufen, die Schnitte aber senkrecht zu dieser Achse geführt werden, so erhält man keine richtigen Querschnitte der einzelnen Bogen. Infolgedessen wird eine Bindegewebsschicht, die zwischen 2 knorpelige Segmente eingeschaltet ist, nur in einem kleinen Teile ihrer Fläche getroffen (Fig. 7, Taf. 7). Dieser Umstand erschwert unter anderem auch die Erkenntnis, zwischen welchen Abschnitten des 1. und 2. Bogens die Verbindung stattfindet, da sich die Segmente fast immer an ihrer Gliederungsstelle verbinden (Fig. 9, Taf. 7). So ist auch in den einzelnen Fällen nicht mit Gewißheit zu konstatieren, ob diese Verbindung oberhalb oder unterhalb der trennenden Schicht erfolgt.

Dieselbe kann sich hier außerdem noch in verschiedener Weise kombinieren; das mediale Köpfchen des Ceratobranchiale I kann mit dem des Ceratobranchiale II, oder mit dem Hypobranchiale II, oder auch mit beiden verbunden sein; oder es kann auch die Syndesmose zwischen den hinteren Enden der Hypobranchialia stattfinden. Neben der syndesmotischen Verbindung wird ebenso häufig eine knorpelige Verschmelzung angetroffen.

Eine so deutliche mediale Verbindung zwischen dem Ceratobranchiale I und II, wie sie Gaupp in seinem Modell (Triton taen., 2 cm) darstellt, habe ich nur selten beobachten können, die dominierende Mehrzahl bestätigt die Angabe von Drüner, nach der das Ceratobranchiale I mit beiden Segmenten des 2. Kiemenbogens verbunden ist. Die Verbindung des Hypobranchiale II mit der Copula stellt nur eine teilweise Abgliederung dar, denn ihre kaudale Fläche, an die sich die vorderen Enden der Hypobranchialia II ansetzen, zeigt den Knorpel nur wenig modifiziert; in der Achse bleibt er als solcher bestehen und nur vom Umfang her drängt sich das Bindegewebe in Form von zerstreuten Kernen zwischen die verbundenen Teile hinein (Fig. 8, Taf. 7).

Eine solche unvollständige Abgliederung des Hypobranchiale II findet sich im allgemeinen bei Tritonlarven viel häufiger als eine gut ausgebildete Syndesmose.

Hier wäre noch einmal die kaudale Verbreiterung des Copulastiels hervorzuheben, da er außerdem, der einzige unter allen knorpeligen Skeletteilen, von einer dünnen zirkulären Knochenlamelle umgeben ist (Fig. 10, Taf. 7).

Die Angaben von Wiedersheim (1877) und anderen Forschern über die sehr frühe Verknöcherung des Copulastiels bestätigen sich bei einer großen Zahl von Exemplaren nicht, diese kommt zwar in einzelnen Fällen vor, jedenfalls aber erst in einer vorgeschrittenen Larvenperiode.

Damit wäre das Wesentlichste, was bei Triton zu sagen wäre, gesagt.

Bevor ich mich jedoch der Betrachtung entsprechender Stadien beim Salamander zuwende, möchte ich an dieser Stelle über zwei interessante Fälle von Atavismus berichten.

Bei einer 30 mm langen, gut entwickelten Larve von Triton alpestris fand ich ein ziemlich weit ausgebildetes, rudimentäres V. Ceratobranchiale (Fig. 18, Taf. 8). Dieser 5. Kiemenbogen war auf der rechten Seite länger als auf der linken, erreichte aber auch hier nicht die Ausdehnung des Ceratobranchiale IV. Sein mediales

Ende trug lateral die Verbindungsfläche für das Ceratobranchiale IV und setzte sich an dieses in der ganz gleichen Weise an wie das Ceratobranchiale IV an das dritte. Sein hinteres Ende war bedeutend verdickt und vereinigte sich mit dem des vierten in einer kleinen Entfernung vor dessen kaudalem Ende, welches dann, von doppeltem Umfang, distal die bekannte knorpelige Verbindung mit dem Ceratobranchiale III einging.

Eine andere, gleich große Tritonlarve zeigte eine ähnliche Abweichung. Auch hier handelte es sich um ein V. Ceratobranchiale, dessen rudimentäre Natur jedoch viel deutlicher zutage tritt. Dieser kleine Knorpel war nur auf der linken Seite zu sehen, er zeigte sich als medialer Sproß des Ceratobranchiale IV, verlief nach hinten in derselben Richtung wie dieses und endigte frei als dünnes Stäbchen, ohne sich mit ihm zu vereinigen.

Salamandra atra, 25—40 mm.

Das wichtigste Merkmal, welches die Salamander auf diesem Stadium von den Tritonen unterscheidet, ist die besser entwickelte Gliederung, welche den einzelnen Teilen eine erheblich freiere Beweglichkeit gestattet. Diesbezüglich konnte ich mich von der Richtigkeit der DRÜNERschen Angabe, nach der den Tritonen eine stärkere Ausbildung der Gliederung zukommen soll als den Salamandern, nicht überzeugen.

Die freiere Beweglichkeit tritt hier bei Salamandra zunächst in der Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Copula zutage. Es läßt sich dies wahrscheinlich damit erklären, daß der Vorgang der vollständigen Loslösung des Hyale bereits während der Larvenperiode eingeleitet wird, während er bei Triton erst später eintritt. Das von DRÜNER (1901, 1904) angegebene Gelenk zwischen Copula und Hypohyale ist hier wie auch bei Triton nicht vorhanden, was schon von GAUPP (1904, 1905) bestätigt wurde. Das elastische Bindegewebspolster ist aber kräftiger entwickelt als bei Triton, und seine Gestalt zeigt bei verschiedenen Exemplaren einige Verschiedenheiten.

Bei einer 25 mm langen Larve werden die Hyalia oral von der Copula durch eine breite Bindegewebsschicht verbunden, welche die erstere ventral bandartig umgibt und an die Hypohyalia ansetzt.

Bei einer ungefähr 30 mm langen Larve liegen die Hypohyalia der Copula seitlich an, aber eine Verschmelzung der Perichondrien, wie sie bei Triton oft vorkommt, findet hier nicht statt. Das Bindegewebe erstreckt sich als dicke Schicht zwischen Copula und

Hypohyalia und umwächst die drei Knorpel ringsherum in Gestalt eines Bindegewebshäutchens.

Noch eine dritte Art der syndesmotischen Verbindung kommt hier vor, die aber weniger häufig ist. Die Hypohyalia legen sich in diesem Falle dem dorso-lateralen Umfang der Copula hinter ihrer Spitze an, mit ihr gemeinsam von einer kräftigen Schicht Bindegewebe kapselartig umschlossen. Diese Kapsel besteht aus mehreren konzentrischen Lagen von Bindegewebsfasern mit dicht gestellten, länglichen, stark abgeplatteten Kernen. Sie umgibt dorsal die Copula und die beiden Hypohyalia bis über ihren lateralen Umfang, um dann, allmählich dünner werdend, sich ventral an der Copula anzuheften. Innerhalb dieser fibrösen Hülle befindet sich zwischen den Knorpelelementen ein lose anastomosierendes Maschenwerk von Bindegewebsfasern, in dem die Kerne regellos zerstreut sind.

Als zweiter Punkt wäre die deutlicher ausgebildete Abgliederung des Hypo- vom Ceratohyale hervorzuheben, welche auch bei jüngeren Larven niemals fehlt (Fig. 11, Taf. 7). Dasselbe trifft zu für die Verbindung des Hypobranchiale II mit der Copula (Fig. 12, Taf. 7). Einen nur halbwegs in Bindegewebe umgewandelten Knorpel, wie es bei Triton so oft vorkommt, habe ich bei Salamandra an dieser Stelle niemals gefunden; von der kaudalen Ansatzfläche des dorsalen Copulaabschnittes sind die vorderen Enden der Hypobranchialia II immer durch eine dicke Bindegewebsschicht abgesetzt. Die medialen Verbindungen der Branchialia sind in der Regel Syndesmosen, doch kommen auch hier Varianten vor. Gewöhnlich verbindet sich das Ceratobranchiale I mit den Hypo- und Ceratobranchialia II. Das Ceratobranchiale IV ist nicht immer vom Ceratobranchiale III abgegliedert, es kann mit dessen medialem Köpfchen knorpelig verschmelzen.

Was die Verbindung des Hypobranchiale I mit der Copula betrifft, so beruht diese in der Regel auf einer homokontinuierlichen knorpeligen Verschmelzung dieser Skeletteile. Die Angabe jedoch, daß „bei Salamandra maculosa schon während der Larvenperiode das Hypobranchiale I vom ventralen Teil der Copula abgegliedert" [1]) sei, finde ich trotzdem nicht ganz unberechtigt, da ich bei einer 25 mm und einer 30 mm langen Larve das Hypobranchiale I von der Copula unvollständig abgegliedert fand. Diese beiden, gegenüber der überwiegenden Mehrzahl vereinzelt da-

1) Zitiert nach Gaupp.

stehenden Fälle dürfen zwar nicht verallgemeinert werden, deuten aber jedenfalls darauf hin, daß die Abgliederung des Hypobranchiale I, die erst während der Metamorphose erfolgen soll, schon viel früher auftreten kann.

Auch bei Salamandra findet die frühe Verknöcherung des Copulastiels keine Bestätigung. Unter einer großen Zahl von Exemplaren war nur einmal, bei einem 43 mm langen Tiere, welches unmittelbar vor der Metamorphose stand, ein kurzer Abschnitt des Copulastiels von einer feinen, perichondralen Knochenlamelle umgeben, die bis zur kaudalen Gabelung reichte.

Ein merkwürdiges Gebilde zeigte eine 30 mm lange Larve von Salamandra atra. Dasselbe bestand aus zwei winzigen Knorpelstäbchen, von denen das vordere seiner Form und Lage nach als ein rudimentäres III. Hypobranchiale zu deuten wäre. Die Bedeutung des zweiten, im kaudalen Abschnitt des Skelettes gelegenen Knorpels ist mir unklar, und auch in der Literatur finde ich keinen analogen Fall. Beide Knorpelstückchen lagen in der Mittellinie zwischen den Kiemenbogen in der Längsachse des Skelettes, und hingen durch einen langen Bindegewebsstrang miteinander zusammen. Der hintere Knorpel befand sich dorsal von der Cartilago triangularis und hatte die Form eines kurzen, vorn zugespitzten Stäbchens von länglich-ovalem Querschnitt. Von seinem hinteren Ende erstreckte sich kaudalwärts ein zweiter Bindegewebsstrang, der nur auf einer kurzen Strecke sichtbar war und dann verschwand. Die Form und Größe des vorderen Knorpels war fast die gleiche, nur daß dieser kreisrunden Querschnitt hatte. Er lag in der direkten Verlängerung des dorsalen Copulaabschnittes, zwischen die beiden Hypobranchialia II eingeklemmt und mit diesem und dem genannten Copulateil bindegewebig fest verbunden. Außerdem hing er noch mit dem hinteren Knorpel durch den langen Bindegewebsstrang zusammen (Fig. 13, Taf. 7).

KALLIUS (1901) fand bei einer 50 mm langen Salamanderlarve eine ähnliche Bildung, die er folgendermaßen beschreibt: „An der linken ein kleines spitzes, aus hyalinem Knorpel bestehendes Gebilde, das in der Richtung zur Copula hin verläuft, ohne sie zu erreichen. Diese Spange gehört dem 5. Visceralbogen an, und ist von dem hinteren, kiementragenden Teil deutlich abgegliedert. Da wo oralwärts dieser Knorpel aufhört, ist noch auf eine kleine Strecke hin ein Bindegewebszug nach vorn zu verfolgen, aber nicht bis ganz zur Copula hin. Auf der rechten Seite ist nichts davon zu sehen. Er ist zweifellos als rudimentäres Hypobranchiale (des

5. Bogens) aufzufassen. Es ist ein Vorkommnis, das auf primitivere Verhältnisse hinweist, als wir sie sonst bei den Urodelen zu finden gewohnt sind. Diese wahrscheinlich als Varietät zu deutende Bildung wird von Fischer bei den Perennibranchiaten auch als rudimentäres Hypobranchiale an derselben Stelle zuweilen gefunden."

Ueberblickt man das in diesem Kapitel bisher Gesagte, so erkennt man, daß die Larvenentwickelung sich ihrem Ende nähert, die Betrachtung sich also jetzt vornehmlich zuzuwenden hat der:

Metamorphose,

dargestellt durch

Salamandra atra, 43 mm lang.

Die ersten Vorläufer der Metamorphose bilden bei ihr die hinteren Radien, welche schon zu einer Zeit entstehen, wo das übrige Hyobranchialskelett noch vollständig den larvalen Habitus trägt. Ein solches Vorstadium liefert unter anderem auch das im Modell dargestellte Hyobranchialskelett einer 40 mm langen Larve. Auf diesem Stadium wird auch schon der Vorgang der Abgliederung der Hypobranchialia I von der Copula sichtbar, deren frühere homokontinuierliche, knorpelige Verbindung jetzt in eine syndesmotische umgewandelt ist. Der Copulastiel, der schon von der Copula abgegliedert ist, persistiert noch in seiner ganzen Länge, sein vorderes Ende ist mit den Hypobranchialia I seitlich knorpelig verschmolzen. Fast gleichzeitig löst sich das Hypohyale von der Copula vollständig ab, und seine Längsachse stellt sich senkrecht zu derjenigen des Ceratohyale, was schon bei der etwas jüngeren Larve (Modell IV) dargestellt ist. Seine Lage und die lose bindegewebige Verbindung mit dem Ceratohyale deutet auf die nahe bevorstehende vollständige Loslösung auch von diesem Skeletteil, und seine Umwandlung in das vordere Radienpaar. Die hinteren Radien sind schräg nach außen (divergierend) und noch ziemlich weit kaudalwärts gerichtet. Mit der Copula hängen sie homokontinuierlich knorpelig zusammen, doch besteht der Knorpel an dieser Stelle aus etwas kleineren und näher aneinander gerückten Zellen und wird wohl der in der Literatur gebräuchlichen Bezeichnung des „weicheren Knorpels" entsprechen. Alle übrigen Skeletteile bestehen noch in der vollen Zahl und in ihrer larvalen Ausbildung.

Bei

Salamandra atra, 36 mm lang,

ist das vordere Ende des Hyobranchialskelettes schon vollständig zungenbeinartig umgewandelt, während die weiter hinten gelegenen Teile von den destruktiven und umbildenden Vorgängen noch nicht ergriffen worden sind. Auch ist hier noch keine Andeutung einer Verknöcherung zu sehen.

Die Loslösung des Hypohyale vom Ceratohyale ist schon vollzogen, und damit hat auch das Ceratohyale seine Selbständigkeit erlangt, besitzt aber noch nicht die charakteristische Form eines Cornu hyale.

Dagegen weist die Copula in ihrer Gestalt eine größere Uebereinstimmung mit derjenigen des umgewandelten Tieres auf. Sie stellt einen einheitlichen, ungefähr keulenförmigen Knorpel dar, mit dessen vorderster Spitze, am dorso-lateralen Umfang, die umgewandelten Hypohyalia — vordere Radien — bindegewebig verbunden sind. Ihre vorderen Enden sind schräg nach außen gerichtet und liegen denen des Ceratohyale dorsal ganz dicht auf, mit ihnen sogar bindegewebig fest verbunden.

Die Stellung des hinteren Radienpaares hat sich ebenfalls verändert, sie sind nicht mehr kaudal, sondern oralwärts gekehrt und mit der Copula bindegewebig verbunden.

Ungefähr in ihrem hinteren Drittel verbreitert sich die Copula ein wenig seitwärts und liefert hier die syndesmotischen Verbindungsflächen für die Hypobranchialia I. In der gleichen Weise setzen sich die Hypobranchialia II an ihr kaudales Ende an. Die Verbindungen geschehen hier durch ein Bindegewebe, welches, wie es schon bei einer anderen Gelegenheit beschrieben wurde, dem embryonalen Vorknorpel sehr ähnlich ist. Der Querschnitt einer Verbindungsfläche zeigt die bekannten großen, kugelrunden, dicht gedrängten Kerne, die nur an der Peripherie länglich und abgeplattet sind und hier in feinen, schwer unterscheidbaren Bindegewebsfasern liegen.

Mit Ausnahme des Copulastiels, der schon verschwunden ist, verhält es sich in bezug auf die übrigen Teile genau so wie am Ende des vorhergehenden Stadiums angegeben wurde.

Im Vergleich mit dem eben angeführten zeigt das Skelett bei:

Salamandra atra, 45 mm lang,

außer der weiter kaudalwärts fortschreitenden Umwandlung eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit auf, die darauf beruht, daß die

vorderen Radien nicht wie gewöhnlich dem Ceratohyale dorsal, sondern ventral anliegen. Ihre hinteren Enden hängen mit der Copula nicht zusammen, sie liegen in der nächsten Nähe des dorsolateralen Umfanges des Zungenbeinkörpers in Bindegewebe eingebettet, wogegen die vorderen Enden mit denen des Ceratohyale durch ein dickes Bindegewebspolster verbunden sind.

Der 1. und 2. Kiemenbogen bestehen noch aus den beiden Segmenten und hängen mit der Copula syndesmotisch zusammen, untereinander aber verbinden sie sich nicht mehr und auch an der dorsalen Knorpelkommissur nimmt das Ceratobranchiale I keinen Anteil mehr.

Die drei letzten Ceratobranchiale bestehen zwar noch in ihrer gewöhnlichen Zahl und Stellung, das Gewebe selbst hat aber schon eine große Zerstörung erlitten. Der Knorpel ist nicht mehr deutlich umschrieben und im Innern fangen die Knorpelkapseln an zu verschwinden, die Kerne werden dichter aneinander geschoben und das Ganze liefert ein undeutliches verschwommenes Bild.

Vollendet zeigt sich die Metamorphose am Hyobranchialskelett mit vollständig zungenbeinartig umgewandelten Skeletteilen auf der folgenden Stufe, dargestellt durch

Salamandra atra, 45 mm lang.

Die Ceratohyalia stellen jetzt die Cornua hyalia dar, deren vordere breite Platten gegeneinander verschoben sind und sich mit ihren Rändern decken, so daß die rechte ventral, die linke dorsal zu liegen kommt.

Die vorderen Radien sind schlanker als die hinteren, ihre oralen Enden reichen nicht ganz bis an die Spitze des Cornu hyale, sondern sind in einer kleinen Entfernung von dieser mit den medialen Rändern bindegewebig fest verwachsen. Die hinteren Enden der Stäbchen liegen seitlich neben der vordersten Spitze des Corpus ossis hyoidei in einem Bindegewebspolster, das außer den dicht gedrängten Kernen eine faserige Grundsubstanz aufweist.

Die hinteren Radien entspringen seitlich, etwas tiefer, mit der Copula durch das gleiche Gewebe verbunden.

Die Cornua branchialia I sind vom Zungenbeinkörper durch eine dünne Lage von Bindegewebe abgesetzt, zwischen dem Corpus und dem Hypobranchiale II besteht ebenfalls eine syndesmotische Verbindung. Das hintere Ende des Hypobranchiale II — Cornu branchiale II — ist mit der medialen Kante des Cornu bran-

chiale I der linken Seite knorpelig verschmolzen, mit dem der rechten Seite nur lose bindegewebig verbunden.

Die Ceratobranchialia II, III und IV, wie auch der Copulastiel sind spurlos verschwunden. Auch hier ist das Os thyreoideum nicht verknöchert.

Um die entsprechenden Vorgänge bei Triton verfolgen zu können, die sich bezüglich der Neubildungen von denen bei den Salamandern geschilderten unterscheiden, mögen die nachfolgenden Vertreter der anderen Gattung angeführt sein.

Triton alpestris, 30 mm lang.

Die ersten Umgestaltungen, die während der Metamorphose am Hyobranchialskelett von Triton auftreten, werden ebenso wie bei Salamandra zuerst an den vordersten Skeletteilen sichtbar. Bevor aber das larvale Kiemenbogenskelett noch irgendeine Umbildung erleidet, treten schon die Anlagen der neugebildeten Teile auf.

Die vorliegende Serie zeigt das Kiemenbogenskelett noch vollständig in seiner larvalen Gestalt. Die einzige Andeutung der bevorstehenden Metamorphose bildet die Anlage des neu auftretenden Bügelknorpels. Dicht hinter der Verbindung des Hypohyale mit der Copula wird an ihrem lateralen Umfang beiderseits eine Verdichtung des die Copula umgebenden Bindegewebes bemerkbar. Diese Gewebsverdichtung sieht jederseits wie ein Büschel von Bindegewebsfasern mit dichten Kernen aus, welch letztere lateral an der Copula entspringen, dorsalwärts ziehen und hier den Knorpel als ein dichtes Fasernetz umschließen.

Von den eigentlichen destruktiven und umbildenden Prozessen ist im Bereiche des ganzen Skelettes noch nichts zu bemerken. Das Hypohyale weist noch seine frühere Verbindung mit der Copula und dem Ceratohyale auf; zwischen der Copula und dem Hypobranchiale I besteht noch eine vollständige, knorpelige Homokontinuität, und auch die anderen Abschnitte sind untereinander wie gewöhnlich syndesmotisch verbunden. Der Copulastiel zeigt keine Verknöcherung, sein kaudales Ende trägt zwei seitliche Zipfel.

Bei

Triton alpestris, 25 mm lang,

wird die weiter fortschreitende Metamorphose in allen Abschnitten des Hyobranchialskelettes bemerkbar. Der Bügelknorpel hat sich

aus der früheren indifferenten Gewebsanhäufung herausgebildet und läßt eine schärfere Form unterscheiden, ohne jedoch seine definitive Gestalt erreicht zu haben. Die seitlichen Stäbchen sind in Knorpel umgewandelt; ihre hinteren verbreiterten Enden sind ventral mit dem seitlichen Umfang der Copula verschmolzen, dorsal verschmelzen sie mit der mittleren verbindenden, auf diesem Stadium noch nicht verknorpelten Spange. An der Verschmelzungsstelle der Stäbchen mit der Copula stellt das Gewebe die bekannte Modifikation des hyalinen Knorpels, den sog. „weicheren Knorpel" dar, der aus kleineren und dichter gestellten Knorpelzellen besteht. Die Knorpelstäbchen liegen noch nicht in der Transversalebene, ihre vorderen Enden sind dorsal- und oralwärts gerichtet.

Von der Ansatzstelle der Bügelstäbchen oralwärts trägt die Copula seitlich die noch persistierenden Hypohyalia. Diese sind von dem Ceratohyale schon losgelöst und mit der Copula inniger als früher verbunden, an der sie wie zwei nach außen vorragende Zipfel aussehen (Fig. 19, Taf. 8).

Das Ceratohyale ist somit selbständig geworden und etwas seitwärts gerückt, besitzt aber noch nicht die breite plattenförmige Gestalt des Cornu hyale.

Das Hypobranchiale I ist von der Copula noch nicht abgegliedert und hängt mit ihr wie im Larvenzustand knorpelig zusammen.

Die Copula ist erst im Begriff, die Gestalt des späteren Zungenbeinkörpers anzunehmen. Ihr ventraler plattenförmiger Abschnitt ist in der Rückbildung begriffen, und die Aushöhlung zwischen den beiden Abschnitten ist nicht mehr zu sehen. Beide stellen jetzt gemeinsam eine dicke Keule dar, die auf dem Querschnitt die Form eines Dreieckes mit abgerundeten Ecken hat, dessen Basis ventral und die Spitze dorsal liegt. Dieses Dreieck zerfällt auf weiteren Schnitten in 3 Teile; die ventralen gehen homokontinuierlich in die Hypobranchialia I über, der dorsale stäbchenförmige Abschnitt ist etwas länger und trägt an seinem kaudalen Ende die benachbarten Ansatzflächen für die Hypobranchialia II, von diesen durch eine bindegewebige Zwischenschicht begrenzt.

Der Copulastiel ist bis auf einen kleinen Rest verschwunden; dieser stellt ein minimales Knorpelstäbchen, das nur auf wenigen Schnitten auftritt, dar.

Der 1. Kiemenbogen besteht aus dem Hypo- und Ceratobranchiale I, welches mit dem Hypobranchiale II bindegewebig

verschmilzt. Das Ceratobranchiale II stellt nur noch einen winzigen Rest dar, ein rudimentäres Stäbchen, das sich zwar noch von dem Hypobranchiale II in der gewöhnlichen Weise abgliedert, aber bald hinter dieser Stelle frei endigt.

Von dem Ceratobranchiale III und IV ist nichts mehr zu sehen.

Im Bereiche des ganzen Hyobranchialskelettes ist an keinem Skelettabschnitt eine Verknöcherung aufgetreten.

Ein wenig weiter über das durch den eben beschriebenen Triton dargestellte Stadium führt uns

Triton alpestris, 27 mm lang.

Die Hypohyalia existieren noch in der vorhin beschriebenen Lage, sind aber bedeutend kleiner geworden und mit der Copula durch eine Bindegewebsschicht verbunden. Hinter ihnen setzen sich die beiden Bügelstäbchen an, mit der Copula durch weicheren Knorpel verschmolzen. Ihre Lage ist jetzt eine mehr horizontale und die vorderen Enden sind weiter lateralwärts auseinander gerückt. Die dorsale verbindende Spange ist ebenfalls verknorpelt und mit den Stäbchen seitlich verschmolzen.

Jetzt sind auch schon die Hypobranchialia I von der Copula abgegliedert und mit ihr syndesmotisch verbunden.

Ihr Copulastiel ist auch hier nur teilweise verschwunden, indem wie bei dem vorigen Tier, in der Mittellinie zwischen den Hypobranchialia I während einiger Schnitte ein kleines Knorpelstäbchen auftritt, das kaudal etwas verbreitert ist. Die Verbindungsfläche des Hypobranchiale I mit dem Ceratobranchiale I ist größer und stärker ausgebildet als im Larvenzustand. Die Verbindung erfolgt durch eine Syndesmose, wie auch diejenige des Ceratobranchiale I mit dem distalen Ende des Hypobranchiale II. Die Ceratobranchialia II, III und IV sind spurlos verschwunden.

Die Metamorphose, auch noch nicht vollständig abgelaufen, zeigte uns

Triton alpestris, 30 mm lang.

Das Hypohyale ist dem Verschwinden nahe und stellt nur noch zwei seitliche bindegewebige Leisten dar. Die Seitenstäbchen sind in die Transversalebene verlagert, ihre vorderen Enden aber noch dorsalwärts gerichtet.

Der Zungenbeinkörper bewahrt noch seine plumpe Gestalt und läßt von der Schlankheit dieses Skeletteiles im ausgebildeten Zustand nichts sehen. Der Copulastiel ist vollends verschwunden.

Der weitere Fortschritt gibt sich hier auch darin kund, daß die Gliederungsstellen deutlich markiert sind, und somit auch die Skeletteile beweglicher untereinander verbunden.

Die weiteren Vorgänge, die sich am Zungenbeinskelett von Triton noch vor endgültigem Abschlusse der Metamorphose, teilweise auch noch später vollziehen, betreffen hauptsächlich die Verknöcherung der verschiedenen Skeletteile, die ich leider nicht habe weiter verfolgen können. Doch scheint mir dies aus leicht einzusehenden Gründen für die vorliegende Arbeit nicht von maßgebender Bedeutung, so daß damit die Vorführung von Beispielen als abgeschlossen betrachtet werden darf.

Analog wie am Schlusse des ersten Teiles dieses Kapitels sollen auch hier noch die wichtigsten Resultate dieses eben zu Ende gebrachten Teiles zusammengefaßt und die entsprechende Bezugnahme auf anderweitige Beobachtungen gegeben werden.

Zusammenfassung des 2. Teiles.

Die Gestaltung des larvalen Hyobranchialskelettes in das definitive Zungenbein beruht auf Rückbildungs- und Neubildungsprozessen.

Die Metamorphose beginnt am vorderen Ende des Hyobranchialskelettes und hier werden zuerst die neu auftretenden Skeletteile gebildet, während die Reduktion in den hinteren Partien des Kiemenbogenskelettes sich erst nach jenem vollzieht.

Als Vorläufer der Metamorphose werden schon bei älteren Larven von Salamandra die Anlage der hinteren Radien, bei Triton die des Bügelknorpels bemerkbar. Diese Anlagen entstehen lateral, jederseits neben der Copula, hinter ihrer Verbindung mit den Hypohyalia als Anhäufungen von fibrösem Gewebe und wandeln sich später in Knorpel um. Bei Salamandra sind die hinteren Radien anfangs quer gestellt und legen sich später schräg oralwärts um, ihre freien Enden divergieren lateral und stoßen, so weit meine Beobachtungen reichen, niemals aneinander, wie Kallius behauptet. Die hinteren Enden verschmelzen mit der Copula knorpelig oder bindegewebig.

Bei Triton sind die seitlichen Stäbchen des Bügelknorpels anfangs vertikal gestellt und kommen erst später in die Transversalebene zu liegen. Ihre medialen Wurzeln verschmelzen ventral mit der Copula, dorsal mit der verbindenden Spange, die selbständig und erst sekundär verknorpelt.

KALLIUS (1901) behauptet, daß die „ventralen Wurzeln des Processus“ mit der Copula bindegewebig verbunden sind, bei den hier untersuchten Exemplaren waren die genannten Teile einheitlich knorpelig verwachsen, zuweilen war der Knorpel nur an der Verwachsungsstelle etwas modifiziert.

Und weiter findet KALLIUS bei einem Triton median von der Knorpelspange „ein Knorpelstäbchen, das oralwärts reicht und auch vollkommen isoliert von der Copula liegt. Dies setzt sich weiter oralwärts in einen Bindegewebsstrang fort, der nach kurzer Zeit wieder in ein Knorpelstückchen, das bis an das vordere Ende der Copula reicht“, übergeht. Diese Bildung wurde schon von DRÜNER (1901, 1904) und von GAUPP (1904, 1905) bei Triton cristatus und Triton taeniatus vermißt, bei Triton alpestris ist sie ebenfalls nicht nachzuweisen.

Zu gleicher Zeit mit der Entstehung des Bügelknorpels wird bei Triton die Loslösung des Hypohyale vom Ceratohyale eingeleitet. Ein ähnlicher Vorgang, wie wir ihn bei der Larve beobachtet haben, erfolgt hier in entgegengesetzter Richtung. In den Anfangsstadien der Entwickelung bildet das Hypohyale mit der Copula und dem Ceratohyale ein knorpeliges Kontinuum und differenziert sich später nur vorübergehend als selbständiger Knorpel, indem es sich von der Copula und vom Ceratohyale — von dem letzteren oft nur unvollständig — abgliedert.

Mit der fortschreitenden Metbmorphose löst sich das Hypohyale vom Ceratohyale und verliert schließlich diesen Zusammenhang vollständig. Mit der Copula aber verbindet es sich inniger, bis es mit ihr knorpelig oder bindegewebig fest verschmilzt und nur kleine seitliche Auswüchse bildet, die sich dann in Bindegewebe umwandeln und allmählich verschwinden.

KALLIUS fand bei einem Exemplar an der Spitze des Ceratohyale ein kleines isoliertes Knorpelstückchen, das ohne Verbindung mit der Copula durch einen Bindegewebsstrang mit dem medialen Ende des Ceratohyale verbunden war. „Dadurch ist unzweifelhaft erwiesen“, schreibt KALLIUS, „daß wir hier das sehr rudimentär gewordene Hypohyale vor uns haben, das die Verbindung mit der Copula verloren, die mit dem Ceratohyale noch erkennen läßt.“

Diese, mit den gewöhnlich hier vorkommenden Verhältnissen nicht übereinstimmende Deutung wurde von GAUPP und von DRÜNER abgelehnt, und auch ich habe auf keinem Stadium der Metamorphose ein Hypohyale gefunden, das, von der Copula losgelöst, mit dem Ceratohyale noch eine Verbindung bewahrt hätte.

Salamandra weicht in dieser Beziehung von Triton ab. Hier verschwinden die Hypohyalia niemals. Bei Beginn der Metamorphose nehmen sie dem Ceratohyale gegenüber eine winkelige Stellung an und geben die Verbindung mit dem Ceratohyale später gänzlich auf. Dabei verändert sich ihre Gestalt und auch die Lage zur Copula, mit der sie knorpelig oder bindegewebig verwachsen und von da an das vordere Radienpaar repräsentieren.

Die größere Bedeutung der Hypohyalia des Salamanders für die späteren Umgestaltungen gibt sich schon in der Larvenperiode darin kund, daß ihre Größe diejenige der Hypohyalia von Triton beträchtlich übersteigt. Auch ist ihre Abgliederung von der Copula und vom Ceratohyale bei Salamanderlarven vollständiger als bei Triton und die Loslösung vom Ceratohyale erfolgt hier früher. Die definitive Umgestaltung tritt aber erst dann auf, wenn das hintere Radienpaar schon gebildet ist. Dann hat auch das Ceratohyale seine Selbständigkeit erlangt und seine Form wird allmählich in diejenige des Cornu hyale umgebildet.

Zur Zeit, wo sich diese Prozesse vollziehen, gliedert sich gewöhnlich das Hypobranchiale I von der Copula ab und es tritt an der Abgliederungsstelle eine syndesmotische Verbindung ein, was auch schon bei älteren Salamanderlarven geschehen kann. Triton behält die homokontinuierliche Verbindung dieser Skeletteile länger als Salamandra, und zuweilen wird eine solche noch in vorgeschrittenen Stadien der Metamorphose angetroffen.

Bei Triton besteht das Cornu branchiale I auch im erwachsenen Zustande aus 2 Segmenten — dem Hypo- und Ceratobranchiale I, deren breite Verbindungsflächen miteinander syndesmotisch zusammenhängen. Bei Salamandra verschmelzen später diese Teile zu einem einheitlichen ungegliederten Stabe. Trotzdem ist aber die Beweglichkeit der hyobranchialen Skeletteile untereinander auch nach der Metamorphose bei Triton kaum eine größere als bei Salamandra.

Nachdem der 1. Branchialbogen von der Copula abgegliedert ist, gibt er auch medial und distal seine Verbindung mit dem 2. Bogen auf und wird selbständig. Bald darauf beginnt die allmähliche Umgestaltung seiner Form und zugleich ändert sich auch seine Lage. Sobald der ventrale Copulaabschnitt zugrunde geht, rücken die vorderen Enden der Cornua branchialia I oralwärts vor und legen sich dem seitlichen Umfang des Zungenbeinkörpers an (bei Salamandra ungefähr in dessen Mitte, bei Triton im hinteren Drittel), mit dem sie bindegewebig verbunden werden.

Am Ceratobranchiale I von Triton und an einer entsprechenden Stelle des Cornu branchiale I von Salamandra befindet sich medial eine kleinere Verbindungsfläche für das dorsale Ende des Hypobranchiale II. Diese Verbindung ist ebensohäufig eine syndesmotische als eine knorpelige Verschmelzung.

Die Hypobranchialia II erleiden während der Metamorphose nur eine geringe Umgestaltung, ihre vorderen Enden bleiben dem kaudalen Ende des Zungenbeinkörpers angefügt und mit ihm bindegewebig mehr oder weniger fest verbunden.

In den hinteren Partien des Hyobranchialskelettes beginnt nach Drüner die Zerstörung mit dem II. und III. Ceratobranchiale. Aus den hier angestellten Untersuchungen ergibt sich jedoch, daß die Reduktion mit dem III. und IV. Ceratobranchiale anfängt, da bei einem Triton noch ein rudimentäres II. Ceratobranchiale zu sehen war, während das III. und IV. schon vollends verschwunden waren, wogegen, wie wir früher sahen, in allen anderen Fällen alle drei gleichzeitig verschwinden.

Die Copula bewahrt am längsten ihre larvale Gestalt. Die Rückbildung ihres ventralen, gewölbten Abschnittes beginnt mit dessen kaudalem Teil, wodurch zunächst die, die beiden Abschnitte trennende Aushöhlung verloren geht. Eine Zeitlang persistiert sie noch als ein plumper, ungefähr keulenförmiger Knorpel, der erst später schlanker wird und in die Länge wächst. Bei Salamandra bleibt die Copula auch im erwachsenen Zustande kurz und gedrungen.

Der Copulastiel gliedert sich am Anfang der Metamorphose vom ventralen Copulaabschnitt ab, bleibt aber zunächst mit dem Hypobranchiale I seitlich verschmolzen, später löst er sich auch von diesem ab und wird allmählich resorbiert. Bei Salamandra geht der Copulastiel nur teilweise zugrunde und das hintere gegabelte Ende bleibt als Os thyreoideum erhalten. Bei Triton ist dieses Gebilde nach der Metamorphose zwar seltener, aber auch zuweilen zu beobachten.

Was die Verknöcherung anbetrifft, so war eine solche bei älteren Larven von Salamandra und Triton einigemale am gegabelten Ende des Copulastiels vorhanden. Wo der Copulastiel bei Triton keine kaudale Verbreiterung trägt, unterbleibt auch die Verknöcherung. Auch während der Metamorphose verknöchert das Os thyreoideum nur selten. Alle anderen Skeletteile bleiben während der ganzen Metamorphose knorpelig und zeigen weder

bei Salamandra noch bei Triton die geringste Andeutung einer Ossifikation.

Das zeitliche Auftreten der Metamorphose unterliegt nur geringen Schwankungen. Gewöhnlich ist der Zeitpunkt der höchsten larvalen Ausbildung zugleich auch derjenige der eintretenden Metamorphose, was darauf hinweist, daß das vollständig ausgebildete Larvenstadium für diese Formen seine selbständige Bedeutung verloren hat.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie das stete Interesse an derselben sei meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Lang an dieser Stelle aufrichtiger Dank ausgesprochen. Danken möchte ich ferner Herrn Prof. Dr. Hescheler, sowie Frl. Dr. Daiber für mancherlei fördernde Bemerkungen. Die Anfertigung der Photographien hat Herr Prof. Dr. Wettstein in liebenswürdiger und dankenswerter Weise übernommen.

Literaturverzeichnis.

1831 MARTIN-SAINT-ANGE, GASP. JOS., Recherches anatomiques-physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des Batraciens. Annales des Sciences naturelles, T. XXIV, p. 366—434.

1832 GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, ETIENNE, Observations sur la concordance des parties de l'hyoide dans les quatre classes des animaux vertébrés. Nouvelles Annales du Muséum d'histoire naturelle, T. I, p. 321—356.

1832 RATHKE, M. H., Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere, Riga und Dorpat.

1835 DUGÈS, ANT., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs differents âges. Mémoires presentés par divers savants à l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France. Sciences mathématiques et physiques, T. VI, Paris.

1837 REICHERT, CARL B., Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei Vögeln und Säugetieren. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin, p. 120—222.

1838 — Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien, Königsberg.

1854 RUSCONI, MAUR., Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre, Paris.

1864 FISCHER, J. G., Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen, Hamburg.

1875 WIEDERSHEIM, R., Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen, Genua.

1877 — Das Kopfskelett der Urodelen. Morphol. Jahrb., Bd. III.

1877 PARKER, W. K., On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphioxus. Pt. I. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. CLXVII, Pt. 2.

1879 STRASSER, H., Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrb., Bd. V, Heft 2.

1880 STÖHR, PH., Zur Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXIII, Heft 4.

1882 Parker, W. K., On the morphology of skull in the Amphioxus Urodela. Trans. of Linnean Soc. of London, Ser. 2, Vol. II, Zoology Pt. 3 (1879—82).

1882 — On the structure and the development of skull in the Urodelous. Trans. of the Zoolog. Soc. of London, Vol. XI, Pt. 6.

1887 Walter, Ferd., Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXI, N. F. Bd. XIV.

1890 Garnier, R. v., Geschichtlicher Ueberblick der Lehre über die Kiemenspalten und -bogen. Zoolog. Anz., Bd. XIII.

1894 Rabl, C., Einiges über Methoden. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. XI.

1901 Kallius, E., Beiträge zur Entwickelung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Anat. Hefte, 1. Abteil., Bd. XVI.

1901 Drüner, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. Teil. Zool. Jahrb., Bd. XV, Heft 3.

1903 Studnicka, F. K., Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anatom. Hefte, Bd. XXI, 1. Abteil.

1904 Drüner, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. II. Teil. Zoolog. Jahrb., Bd. XIX, Heft 3 u. 4.

1904 Gaupp, Ernst, Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. Sonderabdruck aus: Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. XIV.

1905 — Die Entwickelung des Kopfskelettes. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre, Bd. III, Abteil. 2.

1906 Schaffer, Joseph, Ueber den feineren Bau und die Entwickelung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. 2. Teil in: Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXX.

1906 Peter, Karl, Die Methoden der Rekonstruktion.

Erklärung der Tafeln.

Abkürzungen.

Bind.polst. Bindegewebspolster
Br.I Erster Branchialbogen
Br.II Zweiter Branchialbogen
Bü.kn. Bügelknorpel
Bü.sp. Spange des Bügelknorpels
Bü.stäbch. Seitliche Stäbchen desselben
Cart.tr. Cartilago triangularis
Ce.br.I Ceratobranchiale I
Ce.br.II Ceratobranchiale II
Ce.br.III Ceratobranchiale III
Ce.br.IV Ceratobranchiale IV
rud.Ce.br.V Rudimentäres Ceratobranchiale V
Ce.hy. Ceratohyale
Cop. Copula
Cop.st. Copulastiel
v.Cop. ventraler Copulaabschnitt
d.Cop. dorsaler Copulaabschnitt
Com.term. Commissura terminalis
Corp. Corpus ossis hyoidei
Cornu br.I Cornu branchiale I
Cornu br.II Cornu branchiale II
Cornu hy. Cornu hyale
Hy. Hyale
Hy.br.I Hypobranchiale I
Hy.br.II Hypobranchiale II
rud.Hy.br.III Rudimentäres Hypobranchiale III
Verb.fl.zw.Cop. u. *Hy.br.II* Verbindungsfläche zwischen Copula und Hypobranchiale II
Hy.hy. Hypohyale
Os thyr. Os thyreoideum
R.ant. Radius anterior
R.post. Radius posterior
Zung.körp. Zungenbeinkörper.

Alle Photographien auf die Hälfte verkleinert. a) Ventralansicht, b) Dorsalansicht.

Tafel 4.

Fig. 1. Salamandra atra, 12 mm lang; modelliert bei 115-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 8 cm.

Fig. 2. Salamandra atra, 40 mm lang; modelliert bei 50-facher Vergrößerung, Modell 13 cm hoch.

Tafel 5.

Fig. 3. Triton alpestris, 10 mm lang, 4 Tage alt; modelliert bei 150-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 10 cm.

Fig. 4. Triton alpestris, 30 mm lang, ungefähr 8 Wochen alt; modelliert bei 50-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 10 cm.

Tafel 6.

Fig. 5. Triton alpestris, 30 mm lang (während der Metamorphose); modelliert bei 80-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 12 cm.

Fig. 6. Salamandra atra, 40 mm lang (während der Metamorphose); modelliert bei 50-facher Vergrößerung, Modell 13 cm hoch.

Tafel 7.

Fig. 1. Querschnitt durch das vordere Ende des 2. Kiemenbogens einer 7 mm langen Larve von Salamandra atra. Vergrößerung ungefähr 500mal.

Fig. 2. Querschnitt durch die Copula und das vordere Ende des Hypobranchiale I einer 12 mm langen Salamanderlarve. Vergrößerung ungefähr 300mal.

Fig. 3. Der Querschnitt zeigt das vordere Ende des Zungenbeinbogens und seine Verbindung mit der Copula. Triton alpestris, 10 mm lang. Vergrößerung 213mal.

Fig. 4. Der Querschnitt zeigt den ventralen Copulaabschnitt, seinen Uebergang in das Hypobranchiale I und die Verbindung der Hypobranchialia II mit dem kaudalen Ende des dorsalen Copulaabschnittes eines Triton alpestris, 10 mm lang. Vergrößerung ungefähr 300mal.

Fig. 5. Der Querschnitt zeigt den Uebergang des Hypobranchiale I in das Ceratobranchiale I und das hintere Ende des Hypobranchiale II eines Triton alpestris, 10 mm lang. Umriß bei 50-facher, Details bei 115-facher Vergrößerung.

Fig. 6. Querschnitt durch das vordere Ende des Hypohyale und seine bindegewebige Verbindung mit der Copula eines Triton alpestris, 30 mm lang. Vergrößerung 150—180mal.

Fig. 7. Der Querschnitt zeigt die teilweise bindegewebig umgewandelte Trennungsschicht zwischen Hypohyale und Ceratohyale bei derselben Larve.

Fig. 8. Querschnitt durch die kaudale Ansatzfläche des dorsalen Copulaabschnittes für die vorderen Enden der Hypobranchialia II. Dasselbe Tier. Vergrößerung 150mal.

Fig. 9. Der Querschnitt ist durch die mittlere Region des Kiemenbogenskelettes desselben Tieres geführt und zeigt die Verbindung des Ceratobranchiale I mit dem Hypobranchiale I.

Fig. 10. Querschnitt durch das hintere verbreiterte Ende des Copulastiels, von einer feinen Knochenlamelle umgeben. Triton alpestris, 30 mm lang.

Fig. 11. Querschnitt durch die syndesmotische Verbindungsfläche zwischen Hypohyale und Ceratohyale, und die Verbindung der hinteren Radien mit der Copula. Salamandra atra, 40 mm lang. Vergrößerung ungefähr 60 mal.

Fig. 12. Ein Teil des Querschnittes durch die kaudale Ansatzfläche des dorsalen Copulaabschnittes für die Hypobranchialia II. Salamandra atra, 40 mm lang.

Fig. 13. Der Querschnitt zeigt zwischen den beiden Hypobranchialia II das rudimentäre Hypobranchiale III, die vorderen Enden der Hypobranchialia I und den Anfangsteil des Copulastiels bei einer 30 mm langen Salamandra atra.

Tafel 8.

Fig. 14. Querschnitt durch die hinteren Radien und die vorderen Enden der Cornua hyalia einer 40 mm langen Salamandra atra während der Umwandlung.

Fig. 15. Der Querschnitt zeigt den Zungenbeinkörper, die vorderen Enden der Cornua branchialia I (Hypobranchialia I) und ihre bindegewebige Verbindung mit diesem; seitlich die breiten Platten der Cornua hyalia. Dasselbe Tier.

Fig. 16. Der Querschnitt zeigt das kaudale Ende des Zungenbeinkörpers und daneben die vorderen Enden der Hypobranchialia II in Bindegewebe eingebettet. Ventral der mittlere Abschnitt des Hypobranchiale I und seitlich das Cornu hyale. Dasselbe Tier.

Fig. 17. Der Querschnitt ist durch das hintere Drittel des Zungenbeines dieses Tieres geführt und zeigt die Verbindungsfläche des Ceratobranchiale I für das Hypobranchiale I teilweise in Bindegewebe umgewandelt. Neben diesen das hintere Ende des Hypobranchiale II. Weiter lateral das Cornu hyale, und ventral der Copulastiel vor der Cartilago triangularis.

Fig. 18. Der Querschnitt zeigt neben den 4 Ceratobranchialia das rudimentäre Ceratobranchiale V eines 30 mm langen Triton alpestris.

Fig. 19. Querschnitt durch das vordere Ende des Zungenbeinkörpers, Triton alpestris, 30 mm Länge, während der Metamorphose. Der im Modell V dargestellte vordere Rand des ventralen Copulaabschnittes zeigt das Gewebe in Rückbildung begriffen und trägt seitlich die Reste der Hypohyalia. Dorsal ist die noch nicht verknorpelte mittlere Spange des Bügelknorpels mit den Stäbchen zu sehen. Vergrößerung der Umrisse 80 mal, der Details 115 mal.

Tafel 9.

Fig. 20. Querschnitt durch das hintere Ende des Zungenbeinkörpers und seine Verbindung mit dem vorderen Ende des Cornu branchiale I (Hypobranchiale I). Dasselbe Tier. Vergrößerung 150 mal.

Fig. 21. Querschnitt durch die kaudale Ansatzfläche des Zungenbeinkörpers für die Hyobranchialia II. Vergrößerung 213 mal. Dasselbe Tier.

Fig. 22. Der Querschnitt durch das hintere Drittel dieses Skelettes zeigt die Verbindung des hinteren Endes des Hypobranchiale II mit dem vorderen Ende des Ceratobranchiale I.

Fig. 23 zeigt dieselbe Verbindung auf der linken Seite und etwas weiter hinten. Vergrößerung 115 mal.

Fig. 24. Der Querschnitt durch das hintere Ende des Zungenbeines dieses Tieres. Er zeigt die kaudale Gabelung des Restes des Copulastiels (Modell V). Vergrößerung 80 mal.

Fig. 25. Diese Gabelung ist auf 6 aufeinander folgenden Querschnitten dargestellt.

Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene.

Von

C. N. Jonescu aus Jassy (Rumänien).

Hierzu Tafel 10—14 und 13 Figuren im Text.

Einleitung.

Der Bienenstaat ist seit alten Zeiten für unzählige Imker und Naturfreunde ein Gegenstand sorgfältiger Beobachtung gewesen. Recht genau kennt man die verschiedenen Aufgaben, welche den drei Bienenwesen, der Drohne, der Königin und der Arbeiterin, in dem Bienenstaat zufallen[1]). Den verschiedenen Tätigkeiten entsprechen verschiedene Instinkte und überhaupt verschiedene Geistesanlagen. Demgemäß kann man erwarten, daß die Gehirne der drei Formen in entsprechender Weise verschieden sind.

In der Tat weicht das Gehirn der Drohne in seinem Aussehen von demjenigen der Königin sehr stark ab, und das Gehirn der Königin ist auch von demjenigen der Arbeiterin erheblich verschieden. Die Vergleichung der drei Gehirne bietet daher großes theoretisches Interesse. Wir haben hier eine selten günstige Gelegenheit, zu zeigen, daß die Verschiedenheit der Instinkte und der geistigen Fähigkeiten auf der Verschiedenheit der Gehirne beruht.

Meine erste Aufgabe bestand darin, möglichst genaue Bilder der Gehirne der Drohne, der Königin und der Arbeiterin zu geben, was am besten durch die Herstellung von Plattenmodellen geschehen konnte. Zweitens mußte ich den inneren Bau des Gehirns in anatomischer und histologischer Hinsicht eingehend studieren und die verschiedene Ausbildung der einzelnen Teile bei den drei Gehirnen beachten. Dabei war es unvermeidlich, auch die Ge-

---

1) Abgesehen von den Angaben, welche in den Lehrbüchern der Bienenzucht enthalten sind, kommen vor allem die wichtigen Schriften von v. Buttel-Reepen in Betracht: Sind die Bienen Reflexmaschinen? (1900) und: Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates (1903).

hirne anderer Hymenopteren und überhaupt anderer Insekten zum Vergleich beizuziehen.

Ich unternahm diese Arbeit im zoologischen Institut in Jena auf den Rat meines hochverehrten Lehrers Herrn Professor H. E. Ziegler, der mich auf die große biologische und anatomische Wichtigkeit dieser Untersuchung aufmerksam machte. Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Prof. Ziegler für die vorzüglichen Ratschläge, welche ich von ihm im Verlaufe der Arbeit bekam, meinen herzlichen Dank aussprechen.

Historische Bemerkungen.

Die ältesten Beobachtungen über das Bienengehirn dürften diejenigen von Swammerdam (1737) sein, ferner sind aus der älteren Zeit die Angaben von Cuvier (1809) und Treviranus (1818) erwähnenswert. Diese Autoren mußten sich auf die Beschreibung der äußeren Gestalt des Gehirns beschränken, da man die Schnittmethode damals noch nicht kannte.

Ueber den inneren Bau des Gehirns machten Dujardin (1850) und Leydig (1864) die ersten wertvollen Beobachtungen. Ersterer entdeckte die pilzhutförmigen Körper, letzterer erkannte an Schnittbildern schon die wesentlichen Teile der inneren Organisation.

Alle Angaben der älteren Zeit beziehen sich fast ausschließlich auf das Gehirn der Arbeiterin.

Eine vergleichende Bearbeitung der drei Formen des Bienengehirns liegt überhaupt bis jetzt in der Literatur nicht vor.

Wohl hat Brandt (1876) schematische Bilder des Gehirns der drei Formen der Bienen gegeben und auf die hauptsächlichen Unterschiede aufmerksam gemacht. Aber zu jener Zeit war die mikroskopische Technik noch nicht so weit entwickelt wie jetzt, und unsere Kenntnis des Baues des Insektengehirns hat seither große Fortschritte gemacht. — Aus der großen Zahl von Arbeiten, welche das Gehirn der Insekten betreffen, hebe ich hier nur wenige hervor, welche für unseren Zweck besonders wichtig sind.

Im Jahre 1878 erschien eine Arbeit von Floegel, in der der Verfasser das Gehirn der Insekten vergleichend untersucht hat. Obgleich der größte Teil der Bilder von Floegel unklar ist, zeigt seine Klassifikation der Insekten nach der Organisation des Gehirns einen bedeutenden Fortschritt. Floegel bestätigt die Theorie von Dujardin (1850), welcher die pilzhutförmigen Körper (les corps pédonculés) als die „Organe der Intelligenz“ bei den Insekten ansah.

Viallanes (1886—1887) studierte die Gehirne der Wespen und Orthopteren. In dem Kapitel „Modifications du cerveau dans les différents types d'Insectes" (1887) betont er die Unterschiede in der Form und Struktur des Insektengehirns sehr scharf; er sagt: „le cerveau de la Guêpe diffère de celui de la Sauterelle autant que le cerveau de l'homme diffère de celui de la Grenouille". Viallanes ist der Meinung, daß die Form und Struktur des Gehirns mit folgenden physiologischen Bedingungen in Beziehung stehe: 1) mit der Art der Nahrung, 2) mit der Entwickelung der Sinnesorgane, 3) mit der Entwickelung der psychischen Fähigkeiten.

Viallanes versucht auch von der Gliederung des Gehirns einen Schluß auf die Gliederung des Insektenkopfes zu ziehen. Er legt dar, daß der Kopf der Insekten aus 6 Segmenten (Somiten), von denen 3 präorale und 3 postorale sind, gebildet wird und daß jedem Segmente ein Ganglienpaar entspricht. Das Gehirn (das eigentliche Oberschlundganglion) besteht nach diesem Verfasser aus 3 zusammengeschmolzenen Ganglienpaaren, welche den 3 präoralen Segmenten entsprechen, und zwar das 1. Ganglienpaar (Protocerebrum) für das I. Kopfsegment, welches die Zone der pilzhutförmigen Körper, Facettenaugen und der Ocellen umfaßt, das 2. Ganglienpaar (Deutocerebrum) für das II. Kopfsegment, welches die Antennenzone bildet. Das 3. Ganglienpaar (Tritocerebrum) für das III. Kopfsegment innerviert die Labralzone. Der Labralnerv wäre also nach Viallanes der Tritocerebralnerv.

Das Unterschlundganglion stellt nach Viallanes 3 verschmolzene Ganglienpaare dar, welche die 3 postoralen Segmente (mandibular, maxillar, labial) innervieren.

Die wichtigsten Arbeiten von Charles Janet und besonders seine „Anatomie de la tête du Lasius niger" (1905) stimmen aber mit den Resultaten Viallanes' nicht überein.

Die letzte Arbeit (1905) von Janet hat für die Erklärung des Kopfproblems der Insekten neue Tatsachen gebracht. Janet hat auf Grund morphologischer und ontologischer Beweise gezeigt, daß das Labrum und das Stomenteron präantennale Bildungen sind, also dem I. Kopfsegment entsprechen. Es ist aber nicht annehmbar, daß eine präantennale Bildung durch ein postantennales Nervenzentrum innerviert wird. Infolgedessen glaubt der Verfasser, daß die Wurzeln der Labral- und auch Frontalganglionnerven dem Protocerebrum angehören. Diese Annahme hatte aber eine Lücke, indem der Verfasser bei Myrmica rubra (1899) keinen Nerv für das Tritocerebrum fand. Später entdeckte er in seiner Arbeit

über die Anatomie des Kopfes von Lasius niger (1905) einen dicht hinter dem Labralnerv auf der Medianlinie gelegenen unpaaren Nerv, welcher den Muskel „dilatateur inférieur du pharynx" innerviert. Janet findet, daß der äußere Ursprung dieses Nerven zwischen den Deutocerebral- und Mandibularnerven liegt. Deshalb hat er ihn als „Tritocerebralnerv" betrachtet.

Ganz verschieden ist die Hypothese von Haller (1904). Dieser Autor behauptet, daß bei den Myriopoden dem I. antennalen Segment das Deutocerebrum (die Antennalnerven), dem II. antennalen Segment das Tritocerebrum (der Nerv für das Kopforgan) entsprechen.

Weiter homologisiert Haller den Tegumentarnerv der Thoracostraken mit dem Nerven des Kopforganes der Myriopoden, welcher „sich bei Blatta erhält und bei der Biene in jenem von Kenyon als inneren motorischen beschriebenen Nerv der Antenne zu suchen ist".

Dieser „innere motorische Nerv der Antenne" ist von Haller als Tritocerebralnerv bei den Bienen angenommen.

Die Meinungen über die Gliederung des Gehirns gehen also auseinander. Nach Viallanes wird der Labralnerv, nach Janet der Nerv „dilatateur inférieur du pharynx", nach Haller der innere motorische Nerv der Antenne als Tritocerebralnerv angenommen.

Die Hypothese Hallers über das Tritocerebrum und ebenso seine Homologisierung der Kopfnerven scheinen mir unannehmbar. Erstens kann man nicht den Tegumentarnerv der Thoracostraken mit dem „inneren motorischen Nerv der Antenne" der Bienen homologisieren. Ein Tegumentarnerv existiert bei den Orthopteren (Viallanes) und auch bei Bienen, von Kenyon als „Salivary nerve" beschrieben. Ich habe selbst den Ursprung dieses Nerven eingehend untersucht. Zweitens dürfen wir nicht von vornherein annehmen, daß der innere motorische Nerv der Antenne der Tritocerebralnerv wäre, denn allein die Tatsache, daß er die Muskeln der Antenne innerviert, berechtigt uns nicht, ihn als Tritocerebral-, sondern nur als Deutocerebralnerv zu betrachten. Es bleibt die Hypothese Janets zu kontrollieren und der Ursprung seines Tritocerebralnerven genau zu untersuchen.

Ebenso mangelhaft sind die Angaben der Autoren über den Ursprung der anderen Kopfnerven, wie wir weiter sehen werden. Ich glaube, daß eine der Schwierigkeiten für die Erklärung des Kopfproblems der Insekten auch eben darin liegt, daß unsere

Kenntnisse über den Ursprung der Kopfnerven völlig unzureichend sind. Ich komme im speziellen Teil meiner Arbeit auf dieses Problem zurück.

Einen Fortschritt unserer Kenntnisse über den Bau des Bienengehirns verdanken wir der Arbeit von KENYON (1896). Er brachte eine neue technische Methode in Anwendung: die GOLGI-Methode. Für die gewöhnlichen Präparate fixiert er die abgetrennten Gehirne in einer Lösung 10—20-proz. Formol. Vorgezogen wird aber noch die folgende Lösung: 10-proz. Kaliumbichromat 40 Teile, 5-proz. Kupfersulfat 40 Teile, Formol 20 Teile. Die Gehirne bleiben 24 Stunden in dieser Lösung von Formolbichromat und dann 4—5 Tage in Silbernitrat 1-proz. Die imprägnierten Gehirne werden mittels absoluten Alkohols in Celloidin eingebettet. Durch diese Imprägnationsmethode erhält KENYON nur 15—20 Proz. genügend imprägnierte Präparate, aber zur Kontrolle vergleicht er seine Präparate mit den entsprechenden, welche er durch die gewöhnlichen Methoden erhält, wie die Lösung von RATH oder sein Kupfer-Hämatoxylin.

In dem allgemeinen Teil seiner Arbeit beschreibt KENYON den motorischen Nerv der Antenne unter dem Namen: „antenno-motor-internus". Der „Nerf tégumentaire" von VIALLANES wird von KENYON als rein motorisch angesehen. Er innerviert die Speicheldrüsen und wird deshalb von KENYON „Salivary nerve" benannt.

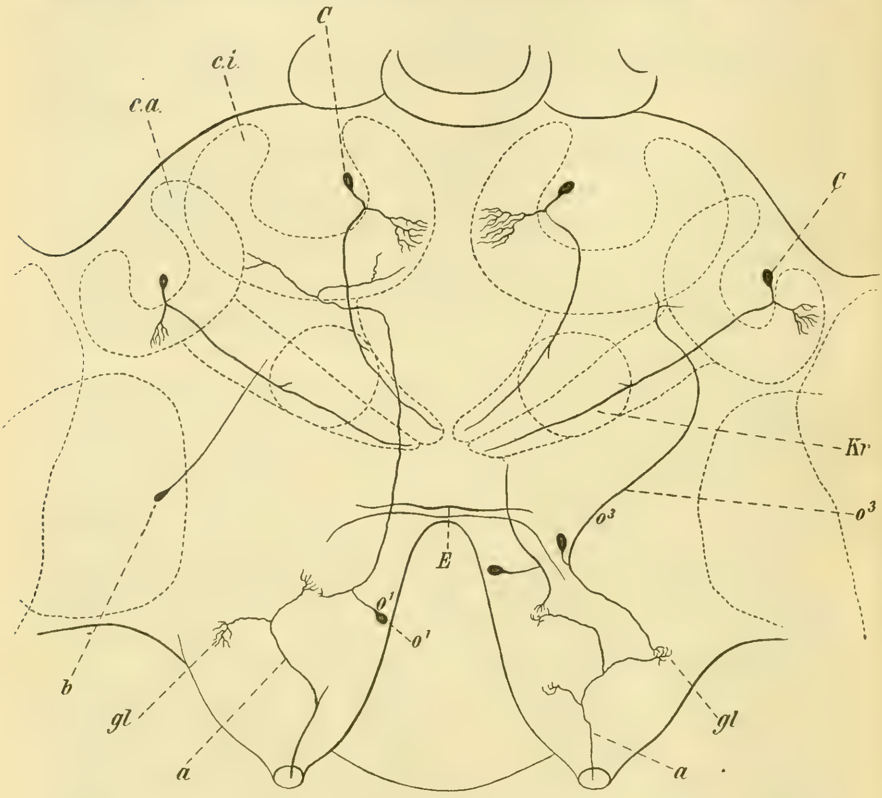
Vom histologischen Standpunkt betrachtet KENYON die Y-förmige Zelle (unipolare Ganglienzelle) als die typische Ganglienzelle des Bienengehirns und vielleicht aller Arthropoden. Er unterscheidet 6 Modifikationen dieser typischen Zelle im Bienengehirn:

1) Rezeptorische (sensible) Elemente (Afferent or sensory fibers), bei welchen der Zellkörper an dem peripherischen Organ (Sinnesorgan) sich befindet und der Neurit nach dem Gehirn geht und da mit einem Endbäumchen (Glomerulus) endet (Textfig. 1 *a*); z. B. die sensiblen Fasern der Antennalnerven.

2) Verbindungselemente (Connecting fibers), deren Zellen außerhalb der Fasermasse liegen und die typische Y-förmige Form besitzen. Diese verhältnismäßig großen Zellen senden den Dendrit in die Fasermasse und setzen sich mit den Ausläufern der sensiblen Fasern in Beziehung, während der Neurit den sensorischen Reiz in das Zentralorgan weiterleitet. So z. B. die Zellen und Fasern, welche die Antenno-Cerebralbündel bilden (Textfig. 2 o^1, o^3). Ihre Dendriten setzen sich mit den sensiblen Fasern (*a*) der

Antenne in Beziehung und ihre Neurite führen den Reiz weiter nach den Bechern (pilzhutförmigen Körpern).

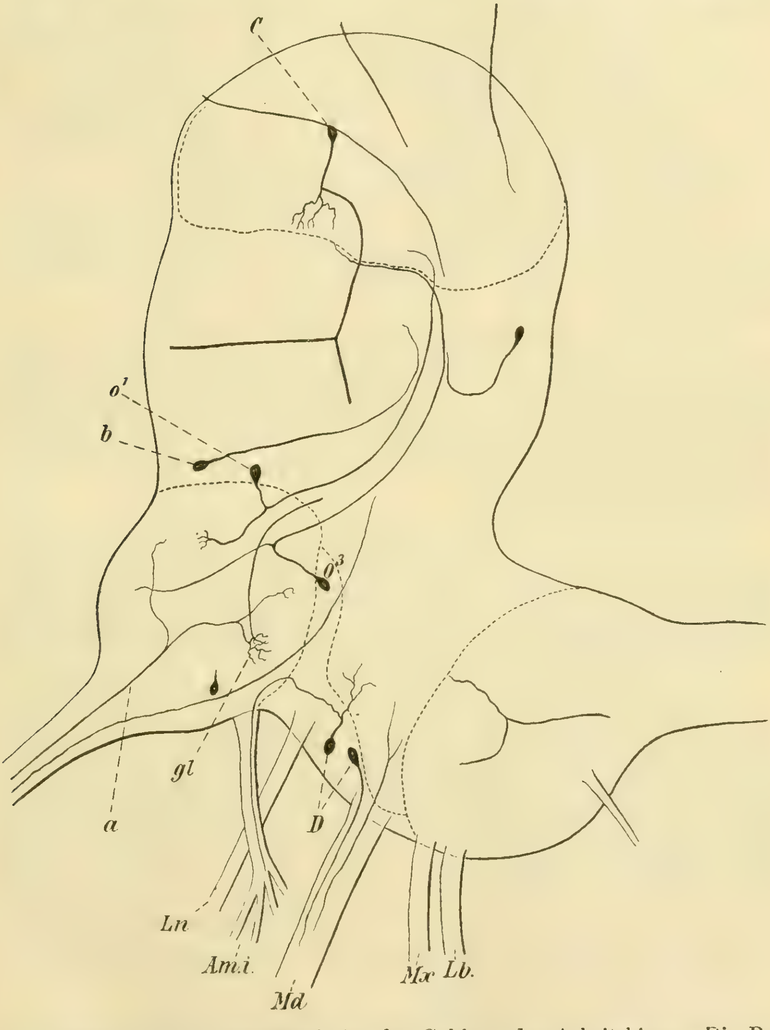
3) Die Elemente der pilzhutförmigen Körper (The cells of the Mushroom Bodies). Diese Elemente sind nach der Chromsilbermethode nur mit großer Schwierigkeit zu verfolgen. Die Ganglienzelle der Becher stellt ebenfalls eine Y-förmige Zelle dar. Der



Textfig. 1. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene. Die Beziehung der Neuronen (nach KENYON). *a* sensible Elemente der Antennen, o^1, o^3 Verbindungselemente, *gl* Glomerule (Endbäumchen), *b* Assozitionselemente, *c.a* äußere Becher, *c.i* innere Becher, *C* ein Element der pilzförmigen Körper, *E* Kommissuralelemente, *Kr* die Stiele (Stämme) und ihre Kreuzung.

Stammfortsatz gabelt sich sogleich in 2 Aeste: der kürzere — der Dendrit — verzweigt sich reichlich in den Wänden der Becher; der längere — der Neurit — dringt in den Stamm bis zu dem Punkt (*Kr*), wo sich die sogenannte Kreuzung der Stämme befindet, und teilt sich hier dichotomisch. Der eine Zweig geht in die

vordere Wurzel, der andere in die innere, wo sie plötzlich endigen (Textfig. 1 und 2 *C*). KENYON findet, daß die Zellen der Becher einen auffallenden Kontrast gegen die anderen Zellen des Gehirns zeigen. Er vergleicht sie mit den PURKINJEschen Zellen des Kleinhirns der Säugetiere. Er zeichnet sogar einige von diesen Zellen



Textfig. 2. Ein Sagittalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene. Die Beziehung der Neuronen (nach KENYON). *a* sensible Elemente der Antennalnerven, o^1, o^3 Verbindungselemente, *gl* Olfactivglomeruli (Endbäumchen), *C* Elemente des pilzförmigen Körpers, *D* motorische Elemente, *b* Assoziationselemente, *Ln* Labralnerv, *A.m.i* antenno-motor-internus, *Md, Mx, Lb* Mandibular-, Maxillar-, Labialnerv.

mit protoplasmatischen Verlängerungen, also eine Uebergangsform zu den multipolaren Zellen der höheren Tiere. Er betrachtet die Zellen der pilzhutförmigen Körper als die Träger der intellektuellen Vorgänge („Intellectiv cell") nicht nur wegen ihrer Form, sondern auch, weil sie mit allen anderen Teilen des Gehirns in Beziehung stehen.

4) Motorische Elemente (Efferent fibers). Diese großen Zellen befinden sich in der Gehirnrinde; sie senden Dendriten in die Fibrillärsubstanz, während der Neurit durch die Fasermasse in den motorischen Nerv übergeht. So z. B. die Elemente des inneren motorischen Nerven der Antenne (Textfig. 2 *D*).

5) Kommissuralelemente (The commissural fibers), deren Zellen von ihm nicht gefunden sind. Ihre Fasern aber bilden die verschiedenen Kommissuren des Gehirns, wie die Dorsalkommissuren (Textfig. 1 *E*).

6) Assoziationselemente, welche die obengenannten Elemente verbinden. Kenyon beschreibt diese Zellen mit sehr reichlichen Verzweigungen, welche in verschiedene Teile des Gehirns gehen. Er fügt dieser Gruppe noch die breiten Fasern der Ocellarnerven und diejenigen hinzu, welche an der dorsalen Oberfläche des Ventrocerebrums vorübergehen.

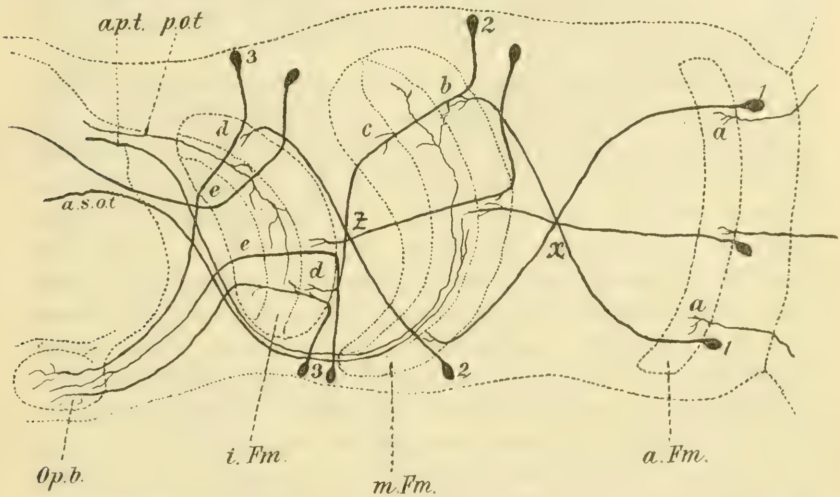
Kenyon weist durch seine sorgfältigen anatomisch-mikroskopischen und histologischen Studien nach, daß die pilzförmigen Körper mit allen übrigen Teilen des Gehirns in Verbindung stehen. Vielleicht kann man darin einen Beweis dafür sehen, daß die erwähnte Hypothese von Dujardin richtig ist.

Hinsichtlich des Deutocerebrums stimmt Kenyon der Ansicht von Cuccati (1888) über die Maschenstruktur der Fasern, welche das Antennalganglion („Antennalmorula") bilden, nicht bei und behauptet, daß die sensiblen Fasern mit den anderen Arten von Fasern nur durch Kontiguität in Beziehung stehen. Er beschreibt einen einzigen „Antenno-sensory nerve", der in den Endbäumchen (Glomerulen) endet.

Das Zentralganglion steht mit der Ocellarnervenbrücke (the fibrillar arch) und mit den Ocellarglomerulen und auch mit den Ocellarnerven in Verbindung.

Kenyon sah motorische Zellen auf der Ventralseite des Ventrocerebrums (Unterschlundganglion); dieser Befund widerspricht den Annahmen von Faivre (1857) und Binet (1894), welche in dem Unterschlundganglion ein dorsales motorisches und ein ventrales sensibles Gebiet angenommen haben.

Eine andere Arbeit KENYONS (1897) zeigt uns die interessanten Beziehungen der Neuronen in dem Lobus opticus der Bienen. Er unterscheidet hier drei fibrilläre Massen (die äußere, die mittlere und die innere Fibrillärmasse), dann eine äußere Kreuzung zwischen der äußeren und der mittleren Fibrillärmasse und eine innere Kreuzung zwischen der mittleren und der inneren Fibrillärmasse (Textfig. 3).



Textfig. 3. Die Beziehung der Neuronen in dem Lobus opticus der Bienen (nach KENYON). *a.Fm* äußere Fibrillärmasse, *m.Fm* mittlere Fibrillärmasse, *i.Fm* innere Fibrillärmasse, *Op.b* Optic body (der optische Kern), *x* äußere Kreuzung, *z* innere Kreuzung, *a.s.o.t* antero-superior optic Tract, *a.p.t* antero-posterior Tracts, *p.o.t* posterior optic Tracts.

Der Reiz der Retina wird in das Gehirn durch 6 oder 7 Bahnen weitergeführt und mindestens 3 Neuralelemente (Neurone) nehmen an der Ueberführung eines einzigen Reizes (Stimulus) teil. Die hier vorgeführte schematische Textfig. 3 zeigt die verschiedenen Bahnrichtungen des Reizes im Gehirne, wie sie KENYON festgestellt hat; der Reiz geht von der Retina zu

den pilzhutförmigen Körpern
durch 3 Elemente . . . . 1 a — 2 b — (*a.s.o.t*)

dem optischen Kern (optic body)
durch 3 Elemente . . . . 1 a — 2 b — 3 d

dem hinteren Teil des Gehirns
durch 3 Elemente . . . . 1 a — 2 b — (*a.p.t*)
oder durch 4 Elemente . . . . 1 a — 2 b — 3 d (*p.o.t*)

Material und Methode.

Den größten Teil des Materials bekam ich von Herr Lehrer Wachs, Bienenzüchter aus Jena, dem ich bei dieser Gelegenheit meinen besten Dank ausspreche.

Ich habe eine große Zahl von Schnittserien, nämlich Sagittal-, Frontal- und Horizontalschnitte des Gehirns der Puppen und der ausgebildeten Tiere von allen drei Formen der Bienen angefertigt [1]). Zur Vergleichung untersuchte ich das Gehirn von Bombus terrestris.

Als bestes Fixierungsmittel für das Gehirn der Puppen finde ich 3-proz. Salpetersäure, welche sehr deutliche Bilder für den Verlauf der Fasern gibt (die Puppen sind in toto fixiert; manchmal ist der Hinterleib weggeschnitten). Für die weit entwickelten Puppen brauchte ich mit Erfolg die Henningsche Mischung (Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XVII, 1900 oder Paul Meyer und Lee, Mikr. Technik, 1907), wo ich aber nur 3-proz. statt 25-proz. Salpetersäure nahm [2]). Ebensogute Präparate für die Nervenfasern gewann ich mit der Flemmingschen Fixiermethode. Die gewöhnlichen Präparate wurden mit Hämatoxylin und Ammoniumrubinpikrat nach Apáthy oder mit Bleu-de-Lyon-Ammoniumpikrat gefärbt.

Als spezielle Methode benutzte ich die Imprägnation mit Silbernitrat. Die Golgi-Methode gibt nicht immer gute Resultate, deshalb habe ich die Methode von Ramón y Cajal und diejenige von Bielschowsky und Wolff für die Darstellung der Neurofibrillen (P. Meyer und Lee, Mikr. Technik, 1907, p. 352—353) vorgezogen. Ich brachte das frische Material — die Puppen besonders — mehrere Tage in eine Lösung von 1-proz. Silbernitrat im Dunkeln bei 30° Temperatur. Nach der Auswaschung (3 Stunden) und der Reduktion (24 Stunden) mit Pyrogallussäure habe ich durch Alkohol 70-proz., 95-proz. abs. Alk. und Xylol in Paraffin eingebettet und dann geschnitten. Mit dieser Methode (Cajal) wird nur der Lobus olfactorius gut imprägniert. Die Nachvergoldung der Schnitte und die Reduktion mit 5-proz. Ameisensäure oder Fixiernatronbad

1) Ich verstehe hier unter Frontalschnitten solche Schnitte, welche der Vorderfläche des Kopfes parallel sind. Die Horizontalschnitte gehen senkrecht zur Vorderfläche des Kopfes, also parallel zur Längsachse des ganzen Tieres und senkrecht zur Medianebene.

2) Die Mischung war demnach folgende: 8 Teile 3-proz. Salpetersäure, 8 Teile $^1/_2$-proz. Chromsäure, 12 Teile gesättigter Lösung von Sublimat in 60-proz. Alkohol, 6 Teile gesättigter wässeriger Lösung von Pikrinsäure und 21 Teile absol. Alkohol.

5-proz. gab aber sehr deutliche Bilder für das Studium des Verlaufs der Fasern in Verbindung mit ihren Zellen.

Für die Rekonstruktion[1]) habe ich die Schnitte mit dem großen Projektionsapparat (nach Prof. GREIL und Dr. KOEHLER) 50-fach vergrößert gezeichnet. Die Firma CARL ZEISS hatte die Güte, diesen Apparat dem Zoologischen Institut auf einige Wochen leihweise zu überlassen, wofür ich hier auch meinen Dank aussprechen möchte.

Für die Plattenmodelle wurden Wachsplatten von 1 mm Dicke gebraucht; zur Kontrolle habe ich das binokulare Mikroskop von Seibert verwendet, mit welchem ich die Gehirne des ausgebildeten Tieres mit meinen Modellen verglich, um die kleinen Fehler an der Oberfläche zu verbessern. Meine Modelle werden durch die Firma Friedrich Ziegler in Freiburg i. B. in weißem Wachs ausgeführt und vervielfältigt.

Die allgemeine Beschreibung der verschiedenen Teile des Gehirns.

Im allgemeinen versteht man unter „Gehirn“ bei den Insekten die in der Kopfhöhle liegenden Ganglienmassen mit Ausnahme des Eingeweide-Nervensystems (Stomatogastric System, Sympathicus). Die Nomenklatur der verschiedenen Bestandteile des Gehirns ist eine sehr komplizierte, und ich halte es daher für nötig, ehe ich zu meinen eigenen vergleichenden Beschreibungen übergehe, eine Zusammenfassung der wichtigsten bisher gewonnenen Resultate zu geben und dabei die Benennungen zu erklären.

Eine ausführliche Arbeit über das Insektengehirn ist diejenige von VIALLANES (1886—1887, 1893). Seine Resultate sind bestätigt und noch erweitert durch die Arbeiten von CUCCATI (1888), BINET (1894), KENYON (1896—1897) und die letzten Veröffentlichungen von HALLER (1904) und JANET (1896—1905).

Das Gehirn besteht aus zwei über dem Schlund liegenden Ganglien, den bekannten „Oberschlundganglien“, welche durch Konnektive mit den unter dem Schlund liegenden „Unterschlundganglien“ verbunden sind.

Es ist bemerkenswert, daß diese beiden Ganglien bei den Bienen sehr eng miteinander verbunden sind, so daß man von einem Durchbruch des Oesophagus durch die ganze nervöse Masse sprechen kann. Bei primitiveren Formen der Insekten, z. B. den

1) KARL PETER, Die Methoden der Rekonstruktion, Greifswald 1906.

Orthopteren, sind die Konnektive, welche die zwei Schlundganglien verbinden, verhältnismäßig lang, so daß diese weiter entfernt voneinanderliegen. Interessant ist es, daß in manchen Fällen diese Konnektive sehr lang sind und die Unterschlundganglien schon im Prothorax liegen (z. B. bei der Coleoptere Rhizotrogus, Binet 1894). Dieses Verhalten ist wahrscheinlich auch der Grund gewesen, warum Viallanes unter dem „Gehirne" (Cérébron) bei den Insekten nur die nervöse Masse der Oberschlundganglien verstehen wollte, denn diese liegen immer im Kopf.

Viallanes nimmt an, daß der Kopf der Insekten und auch der Crustaceen durch Verschmelzung von 6 Segmenten entstanden ist und jedes Segment ein Ganglienpaar besitzt. Bei dieser Verschmelzung sind die 3 Ganglienpaare der 3 präoralen Segmente zum Oberschlundganglion zusammengetreten; die 3 Ganglienpaare der hinteren 3 postoralen Segmente zum Unterschlundganglion. Die Nervenknoten der ersten Segmente treten zum sogenannten Protocerebrum zusammen und bilden den größten Teil des Oberschlundganglions. Hier liegen die Zentren sowohl für die psychischen Betätigungen als auch die Sehzentren.

Am Protocerebrum bilden sich an den Seiten die Sehlappen und am oberen Teil entspringen die Ocellarnerven. In seinem Innern finden wir die pilzhutförmigen Körper, diese charakteristischen Organe der Insektengehirne, die sogenannten Intelligenzorgane. Die Antennenanschwellungen werden aus den Nervenknoten des II. Segments gebildet. Dieser Teil des Gehirns heißt nach Viallanes Deutocerebrum und hier vermutet man die Zentren für die Tast-, Geschmack- und wahrscheinlich auch Gehörempfindungen.

Aus den Nervenknoten des III. Segmentes geht das Tritocerebrum (Viallanes) hervor; bei Bienen bildet es die Wurzeln der Labrofrontalnerven.

Während Viallanes unter dem Gehirn der Insekten nur die Oberschlundganglien, d. h. das Proto-Deuto-Tritocerebrum versteht, rechnen andere Autoren und besonders Binet auch noch die Unterschlundganglien dazu. Dieses mit um so mehr Recht, da Faivre experimentell nachgewiesen hat, daß hier die motorischen Zentren der Bewegung liegen.

Wie wir schon bemerkten, ist auch das Unterschlundganglion durch Verschmelzung dreier Ganglienpaare entstanden. Es bildet die Nerven der 3 postoralen Segmente: die Mandibular-, Maxillar- und Labialnerven.

Die Ausführungen Binets stützen sich auf die schon früher bekannte Tatsache, daß sowohl die 3 Paar Ganglien des Cerebrums als auch diejenigen der Unterschlundganglien nicht erst im erwachsenen Tier, sondern schon in der Larve zum Cerebrum resp. Unterschlundganglion verschmolzen sind. Binet schreibt dieser frühzeitigen Verschmelzung der Ganglien eine hohe biologische Bedeutung zu, denn letztere sind Träger der wichtigsten Lebensfunktionen des Insekts. Daher rechnet Binet zu dem Gehirn auch die Unterschlundganglien, wenn diese auch in manchen Fällen schon im Prothorax liegen.

Kenyon schließt sich diesen Ausführungen von Binet an und beschreibt als Dorsocerebrum die Oberschlundganglien, als Ventrocerebrum die Unterschlundganglienmassen. Die Verschmelzungshypothese von Viallanes ist im allgemeinen von den Autoren angenommen worden, nur hat Ch. Janet nachzuweisen versucht, daß sowohl die Labralnerven als auch das Labrum selbst Bildungen des I. Segments sind und nicht, wie Viallanes es tut, als Gebilde des 3. Somiten aufgefaßt werden können. Demgemäß wies Janet als Tritocerebralnerv den kleinen motorischen Nerv nach, der den Muskel „Dilatator inferior pharyngis“ innerviert.

An der dorsalen Oberfläche des Dorsocerebrums (Oberschlundganglien) sehen wir die Ocellarnerven (Fig. 30, 31) austreten und zwei symmetrische Anschwellungen — die pilzhutförmigen Körper — (Dujardin 1850) oder Globuli (Bethe und Haller, 1904).

Das Protocerebrum (Viallanes 1886) bildet den größten Teil des Gehirns; es besteht aus einem mittleren Teil, den eigentlichen Oberschlundganglien, welche auf den Seiten in die Lobi optici *(L.o)* übergehen und an der dorsalen Oberfläche die Ocellarnerven *(On)* entsenden. Am vorderen unteren Teil des Protocerebrums liegen die Antennenanschwellungen *(Aa)* oder die Lobi olfactorii (Deutocerebrum Viallanes). Unter ihnen entspringen die Labralnerven, die bei den Bienen ein sehr wenig entwickeltes „Tritocerebrum“ bilden.

Das mittlere Protocerebrum besteht aus einer äußeren Zellschicht und einer inneren Fibrillärmasse, welche in mehrere Bestandteile differenziert ist. Es gibt nämlich eine fibrilläre Grundmasse: „die Protocerebralloben“ (Textfig. 7 *Pl*) und in der Mitte dieser Grundmasse differenzieren sich folgende Fibrillärorgane, welche nach ihrer natürlichen Lage von vorn nach hinten folgendermaßen angeordnet sind:

a) die Becher und die Stiele der pilzhutförmigen Körper (Taf. 11, Fig. 13 *c.i*, *c.e*, *St*, *IW*),

b) der Zentralkörper (Fig. 21 *CK*),

c) die Kerne des Zentralkörpers (les tubercules du corps central, VIALLANES; die Ocellarglomerulen, KENYON) (Fig. 22 *Ogl*),

d) die Ocellarnervenbrücke (le pont des lobes protocérébraux VIALLANES; the fibrillar arch, KENYON) (Fig. 30 *Br*),

e) die Ocellarnerven (Fig. 30 *On*).

Die pilzhutförmigen Körper sind zwei wichtige Organe des Gehirns der Insekten. Um eine genaue Vorstellung des pilzhutförmigen Körpers zu bekommen, betrachten wir zunächst das Schnittbild (Fig. 13) und dann das Bild des Wachsmodells (Taf. 10, Fig. 7, 8, 9, 10), welches einen pilzhutförmigen Körper der Drohne darstellt. Jeder pilzhutförmige Körper ist bei der Biene von zwei Bechern aus Fibrillärsubstanz gebildet; diese liegen an der Dorsalseite des Gehirns und ihre Höhlungen sind innen und außen mit einer Schicht kleiner Zellen — der sogenannten Zellschicht — bekleidet. Von der unteren Seite der Becher gehen zwei Stiele oder Stämme (Pedunculi, NEWTON; The stalks of the Mushroom Bodies, KENYON)[1]) aus, welche nach unten und innen gerichtet sind, bis sie sich in einem Punkt vereinigen. Ich habe diesen Vereinigungspunkt die Kreuzung der Stiele genannt, weil an dieser Stelle, wie man weiter sehen kann, die Fasern nach zwei verschiedenen Richtungen sich verzweigen, nämlich ein Teil wendet sich nach vorn, der andere nach innen. In Uebereinstimmung mit KENYON habe ich den vorderen fibrillären Fortsatz unter dem Namen „die vordere Wurzel“ *(v. W)* (The anterior Root of the Mushroom Body, KENYON) und den inneren Faserzug als „die innere Wurzel“ *(IW)* (The inner Root, KENYON) beschrieben.

Die beiden Becher mit ihren Zellschichten, ihren Stämmen und Wurzeln bilden einen pilzhutförmigen Körper. Die Stiele und die Wurzeln dringen in die fibrilläre Masse der Protocerebralloben ein.

Der Zentralkörper (Fig. 21 *CK*) stellt auch ein dem Gehirn der Insekten eigentümliches Organ dar. Er liegt in dem Winkel, der von den Stielen der pilzhutförmigen Körper gebildet wird. Dieses Organ hat die Gestalt zweier übereinander liegender Gewölbe von fibrillärer Natur und scheint mit der konkaven Seite nach unten auf den inneren Wurzeln (Fig. 30) zu ruhen. Die äußere

---

1) Gemeinsamer Stiel, DIETL, BERGER (1876, 1878); La tige, VIALLANES (1886).

Kapsel bildet nach hinten zwei Kerne, von VIALLANES als „Tubercules du corps central" beschrieben (Fig. 22 *Ogl*).

An der hinteren Seite der Protocerebralloben (hinter dem Zentralkörper) findet man die Ocellarnervenbrücke, ein eigentümliches Organ, das zuerst von VIALLANES (1886) bei Vespa unter dem Namen „le pont des lobes protocérébraux" und später von KENYON (1896) unter dem Namen „The fibrillar arch" beschrieben ist. Dieses Organ (Fig. 30 *Br*) hat das Aussehen eines Bogens oder vielmehr einer Brücke, die nur sehr wenig gebogen ist und mit ihrer Wölbung nach unten gerichtet sich mit ihren Rändern auf die Protocerebralloben zu stützen scheint.

Lobus opticus. Wenn wir einen Frontalschnitt durch das Gehirn der Arbeitsbiene betrachten (Taf. 12, Fig. 21), sieht man, daß der Lobus opticus eine seitliche Verlängerung des Protocerebrums ist. Er besteht aus einer äußeren Zellschicht und einer zentralen Fibrillärmasse, die in mehrere Teile geschieden ist. An der Fig. 21 sehen wir in der Reihenfolge von außen nach innen folgende Teile:

1) Die subretinale Nervenbündelschicht (Taf. 12, Fig. 21 *SNbs*), welche den Lobus opticus mit dem Facettenauge verbindet. (La couche post-rétinienne, VIALLANES 1886).

2) Eine Fibrillärmasse, die den Lobus opticus wie eine konkav-konvexe Linse bedeckt (Fig. 21 *AFm*), und zwar mit der Konvexfläche nach außen. Dies ist „la masse ganglionnaire VIALLANES", welche ich nach KENYON unter dem Namen „die äußere Fibrillärmasse" beschreiben will.

3) Etwas nach innen liegt eine zweite Fibrillärmasse, welche die Form einer konkav-konvexen Linse besitzt. Dies ist das „äußere Marklager" nach BERGER, hier als „die mittlere Fibrillärmasse" beschrieben (Fig. 21 *MFm*). Sie ist mit ihrer konkaven Seite nach innen gerichtet.

4) Die dritte Fibrillärmasse (inneres Marklager, BERGER; la masse médullaire interne, VIALLANES) ist noch weiter nach innen gelegen. Sie hat eine kugelige Form und wird als „innere Fibrillärmasse" beschrieben (Fig. 21 *IFm*). Die äußere Fibrillärmasse ist mit der mittleren durch Fasern verbunden, welche die „äußere Kreuzung (Fig. 21 *AKr*) bilden. Die mittlere Fibrillärmasse steht mit der inneren durch eine „mittlere Kreuzung" von Fasern, welche der „inneren Kreuzung" der Autoren entspricht (Fig. 21 *MKr*), und die innere Fibrillärmasse ebenso mit dem Gehirne durch Fasern, die sich ebenfalls nach innen kreuzen und so eine „innere Kreuzung"

(Fig. 20 *IKr*) bilden, im Zusammenhang. Diese letztere Kreuzung ist nur bei den Puppen klar zu sehen und hat mit den beiden anderen *AKr* und *MKr* keine große Aehnlichkeit. In der Tat nehmen wir, wie die anderen Autoren, die äußere *(AKr)* und die innere *(MKr)* Kreuzung als echte Kreuzungen an.

Tabelle der Teile des Gehirns und ihrer Benennungen.

I. **Das Oberschlundganglion.** (Le Cerveau, VIALLANES 1886; Dorsocerebrum, KENYON 1896.)

A. Protocerebrum.

a) Die Protocerebralloben oder die fibrilläre Grundmasse des Protocerebrums. (Les lobes protocérébraux, VIALLANES 1886.) (Fig. 13, 20.)

b) Die pilzförmigen (pilzhutförmigen) Körper. (Les corps pedonculés, DUJARDIN 1850).

c) Der Zentralkörper (FLOEGEL 1878). Fächerförmiges Gebilde (DIETL 1876). (Fig. 22 *CK.*)

d) Die Kerne des Zentralkörpers. (Les tubercules du corps central, VIALLANES; Ocellarglomerulen, KENYON.) (Fig. 22 *Ogl.*)

e) Die Ocellarnervenbrücke. (Le pont des lobes protocérébraux, VIALLANES; the fibrillar arch, KENYON 1896.) (Fig. 24 *Br.*)

f) Die Ocellarnerven (Fig. 31 *On*).

g) Lobus opticus (Sehlappen, LEYDIG 1864).

1) die subretinale Nervenbündelschicht (la couche des fibres post-retiniennes VIALLANES) (Fig. 21 *SNbs*),
2) die äußere Fibrillärmasse (Fig. 21 *AFm*),
3) die äußere Kreuzung (Fig. 21 *AKr*),
4) die mittlere Fibrillärmasse (Fig. 21 *MFm*),
5) die mittlere Kreuzung *(MKr)*, entspricht der inneren Kreuzung der Autoren,
6) die innere Fibrillärmasse *(IFm)*,
7) die innere Kreuzung *(IKr)*.

B. Deutocerebrum.

a) Die Antennenanschwellungen (Riechlappen, LEYDIG; Lobe olfactif, Taf. 10, Fig. 1 *Aa*).

b) Die sensiblen Antennalnerven I und II (Taf. 10, Fig. 1 *An*).

c) Die motorischen Nerven der Antenne (Taf. 11, Fig. 19 *Amn'*).

C. Tritocerebrum

nach VIALLANES: der Labrofrontalnerv (Taf. 14, Fig. 37 *Lfrn*).

nach HALLER: der innere motorische Nerv der Antenne.

nach JANET: le nerf du muscle dilatateur inférieur du pharynx (Fig. 41 *Trn*).

II. Das Unterschlundganglion. (Ventrocerebrum, KENYON).

a) Verbindungskonnektive des Oberschlundganglions mit dem Ventrocerebrum.

b) Mandibular-
c) Maxillar- } Ganglion (Fig. 38 *Md*, *Mx*, *Lbn*).
d) Labial-

Die Lage des Gehirns im Kopfe.

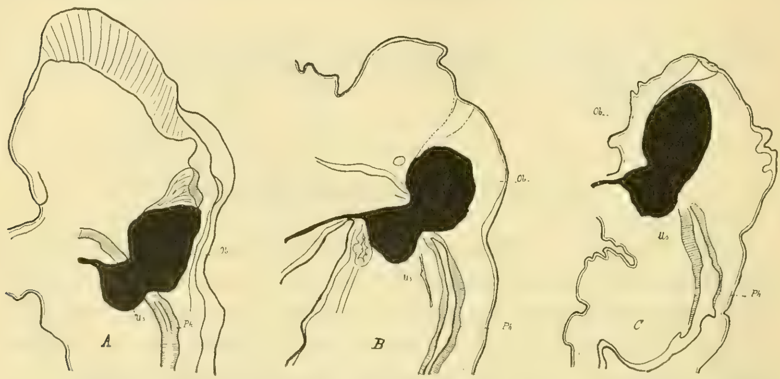
Das Gehirn der Bienen nimmt den größten Teil der Höhlung des Kopfes ein; es ist von allen Seiten von einer großen Masse von Fettkörpern, Oenocyten, Speicheldrüsen, Tracheen usw. umgeben.

Die Lage des Gehirns in dem Kopf der Bienen ist verschieden. Man braucht nur drei Sagittalschnitte zu vergleichen (Textfig. 4), um eine Idee zu bekommen, wie die Lage des Gehirns innerhalb des Kopfes bei den drei Bienenformen sich unterscheidet.

Bei den Drohnen (Textfig. 4 A) findet sich das Gehirn dicht hinter der vorderen Wand gelegen. Diese Lage läßt sich vielleicht aus der hohen Entwickelung der zusammengesetzten Augen erklären. Die Ocellen haben eine völlig andere Lage als die der Königin und der Arbeitsbiene, aber die Ocellarnerven besitzen am Gehirn denselben Ursprung. Wie wir wissen, sind die Ocellen bei Arbeiterinnen und Königinnen in Gestalt eines Dreiecks auf der Oberseite des Kopfes angeordnet, so daß ihr Gesichtsfeld nach oben gerichtet ist; bei den Drohnen liegen die Ocellen ebenfalls im Dreieck, jedoch auf der vorderen oder frontalen Seite des Kopfes, und ihr Gesichtsfeld ist demgemäß nach vorn gerichtet. Die sehr stark entwickelten Facettenaugen nehmen nicht nur die seitliche, sondern auch die oberen Partien des Kopfes ein, so daß man vermuten könnte, daß bei den Drohnen die zusammengesetzten Augen auf der dorsalen Kopffläche die Funktion erfüllten, der bei der Königin und den Arbeiterinnen die Ocellen dienen. Warum die Ocellen bei den Drohnen auf die Vorderfläche des Kopfes

gewandert sind, das ist eine Frage, deren Behandlung an dieser Stelle zu weit führen würde. Ich neige der Ansicht zu, daß die Ocellen der Drohnen dazu dienen, um der Königin beim Hochzeitsflug aus der Nähe folgen zu können. Ich nehme überhaupt an, daß die Punktaugen (wie es nach BUTTEL-REEPENS Versuchen der Fall zu sein scheint) das Sehen in der Nähe vermitteln.

Auf Sagittalschnitten durch den Kopf der Königin (Textfig. 4 B) läßt sich erkennen, daß das Gehirn eine mehr mittlere Lage einnimmt. Dabei bleiben die Beziehungen der Ocellarnerven zum Gehirn die gleichen wie bei der Drohne.



Textfig. 4. Drei mediale Sagittalschnitte des Gehirns der Bienen. Zeichenapparat Abbe b^3 (halb schematisiert). A Drohne, B Königin, C Arbeiterin, *Ob* Oberschlundganglion, *Us* Unterschlundganglion, *Ph* Schlund.

Bei der Arbeitsbiene (Textfig. 4 C) ist der Vorgang der Verlagerung des Gehirns noch weiter fortgeschritten; in diesem Fall liegt das Gehirn noch näher der hinteren Wand der Kopfhöhle. Es ist bemerkenswert, daß das Gehirn eine gleiche Lage bei der Ameise einnimmt, wie sich aus den Zeichnungen JANETS (1905) erkennen läßt (loc. cit. Pl. 3 u. 4, Fig. F, G, J). Auch bei der Arbeitsbiene behalten die Ocellarnerven die gleiche Lagebeziehung zum Gehirn wie bei den anderen beiden Formen. Ein anderer Unterschied besteht in der Verschiedenheit des Neigungswinkels des Gehirns. Wir sehen auch in den Sagittalschnitten (Textfig. 4), daß der vom Dorsocerebrum und dem Bauchmark gebildete Winkel bei den drei Formen der Bienen verschieden ist. Zur Konstruktion dieses Winkels betrachten wir als Scheitelpunkt die Ursprungsstelle des Labralnerven. Der eine Schenkel hat die Richtung des mittleren Ocellarnerven, der andere stellt die Gerade vor, welche sich durch die Längsachse des Bauchmarks legen läßt. Der von diesen

beiden Geraden gebildete Winkel ist, wie schon gesagt, bei den drei Formen der Bienen verschieden. Am größten ist er bei den Drohnen, bei denen das Gehirn am stärksten vornüber geneigt ist; etwas kleiner ist er bei der Königin und noch kleiner bei der Arbeitsbiene, wo er ungefähr gleich einem rechten ist.

Die pilzhutförmigen Körper.

Die pilzhutförmigen Körper sind zwei charakteristische Organe des Gehirns der Insekten, welche bei den sozialen Hymenopteren ihre höchste Ausbildung erreichen. Dujardin (1850) hat sie zum ersten Mal unter dem Namen „les corps pédonculés“ beschrieben und betrachtete sie als die Organe des Intellekts der Insekten. Eine vergleichende Studie dieser Körper hat später Floegel (1878) an verschiedenen Ordnungen der Insekten gemacht; er bestätigt die Hypothese Dujardins. Ferner haben die Arbeiten von Brandt (1876—1879), Forel (1874) und Viallanes (1893) im allgemeinen die vergleichend-anatomischen Unterschiede im Gehirne der Hymenopteren klargestellt. Aber eine eingehende vergleichende Studie über die pilzhutförmigen Körper und besonders über deren Unterschiede bei den drei Formen der Bienen existiert bis jetzt nicht.

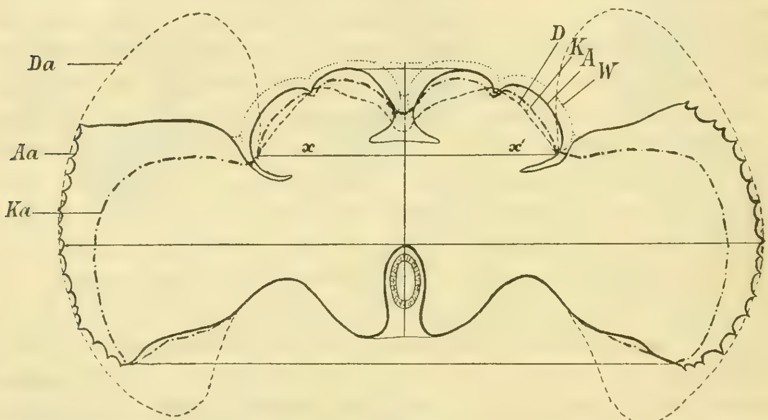
An den pilzhutförmigen Körpern unterscheidet man die außen gelegenen Zellmassen und die innen gelegenen Fasermassen; letztere bilden die „Becher“ und die „Stiele“. Bethe und Haller gebrauchen die Bezeichnung „Globuli“, welcher Name sich auf die Form bezieht, im Sinne von kugelförmigen Anschwellungen. In der vorliegenden Arbeit habe ich die Bezeichnung „pilzhutförmige Körper“ vorgezogen, wobei ich die Zellschicht und einen inneren fibrillären Teil (die Becher mit ihren Stielen) unterscheide.

Wenn man die Gehirne der drei Formen der Bienen von vorne betrachtet (siehe die Modelle Taf. 10, Fig. 1, 2, 3), bemerkt man in dem oberen Teil der Oberschlundganglien zwei Anschwellungen, welche voneinander durch eine mediane Furche getrennt sind. Jede Anschwellung stellt einen pilzhutförmigen Körper vor. Beim ersten Blick auf die Modelle sieht man, daß diese Körper bei den drei Formen der Bienen in der Größe verschieden sind. Bei der Königin und den Drohnen sind sie kleiner als bei den Arbeitsbienen; bei den Drohnen relativ am kleinsten. Die beiden pilzhutförmigen Körper sind voneinander durch eine mediane Furche getrennt,

welche VIALLANES „le sillon cérébral médian“ nennt. Jeder pilzhutförmige Körper hat auf seiner Oberfläche eine Längsfurche (Spaltungsfurche), welche die Grenze der beiden Becher bezeichnet (la Scissure du corps pédonculé, VIALLANES 1886). Diese Furche ist für die von mir angestellte Vergleichung von besonderer Wichtigkeit.

Die Form eines pilzhutförmigen Körpers ist im allgemeinen oval und von vorn nach hinten ein wenig zusammengedrückt; wir unterscheiden an ihm eine Höhe, eine Dicke und eine Breite.

Vergleichen wir die einzelnen Bienenformen, so erreicht die Breite bei der Arbeitsbiene die größte Ausdehnung. Man kann diese Unterschiede an den Modellen (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3) sehen oder an den medianen Frontalschnitten, welche das Diagramm



Textfig. 5. Das Diagramm der drei Formen der Bienen und der Wespe. - - - - - - *D* Drohne, —.—.—. *K* Königin, ——— *A* Arbeiterin, ... *W* Wespe. *Da* Lobus opticus der Drohne, *Aa* Lobus opticus der Arbeitsbiene, *Ka* Lobus opticus der Königin.

(Textfig. 5) deutlich darstellt. Ich habe die Linie $(x-x')$, welche die beiden am weitesten voneinander entfernten Punkte der äußeren Becher verbindet, ins Auge gefaßt und gefunden, daß diese Linie am längsten bei der Arbeitsbiene ist, etwas kürzer bei der Drohne und am kürzesten bei der Königin. In meinen Bildern der Frontalschnitte der Gehirne, die in 50-facher Vergrößerung gezeichnet sind, habe ich gefunden, daß die Maximallängen dieser Linien die folgenden sind:

Arbeitsbiene	61	mm
Drohne	57	„
Königin	50	„

Wir können somit feststellen, daß die Breite der pilzhutförmigen Körper in der Reihenfolge: Königin, Drohne, Arbeitsbiene, sukzessive zunimmt, oder mit anderen Worten: das Gehirn der Arbeitsbiene ist nach der Breite am meisten entwickelt. Indem ich meine Präparate mit den Zeichnungen von Viallanes (1886) und Haller (1904) verglich, kam ich zu dem Schluß, daß diese Linie ihre Maximallänge bei den Wespen erreicht.

Vergleichen wir nunmehr die Höhe der pilzhutförmigen Körper. Das Diagramm zeigt uns die medianen Frontalschnitte der drei Formen der Bienen im Vergleich mit Wespen. Man sieht, daß der pilzhutförmige Körper bei der Arbeitsbiene am meisten gewölbt ist, d. h. daß er hier die größte Höhe erreicht (Textfig. 5 *A*); bei der Königin ist die Wölbung schon geringer *(K)*, während bei den Drohnen der pilzhutförmige Körper zusammengedrückt erscheint *(D)*. Ich habe auch die Konturen des pilzhutförmigen Körpers der Wespe eingetragen *(W)*, um zu zeigen, daß bei dieser Gattung die Höhe desselben ihr Maximum erreicht.

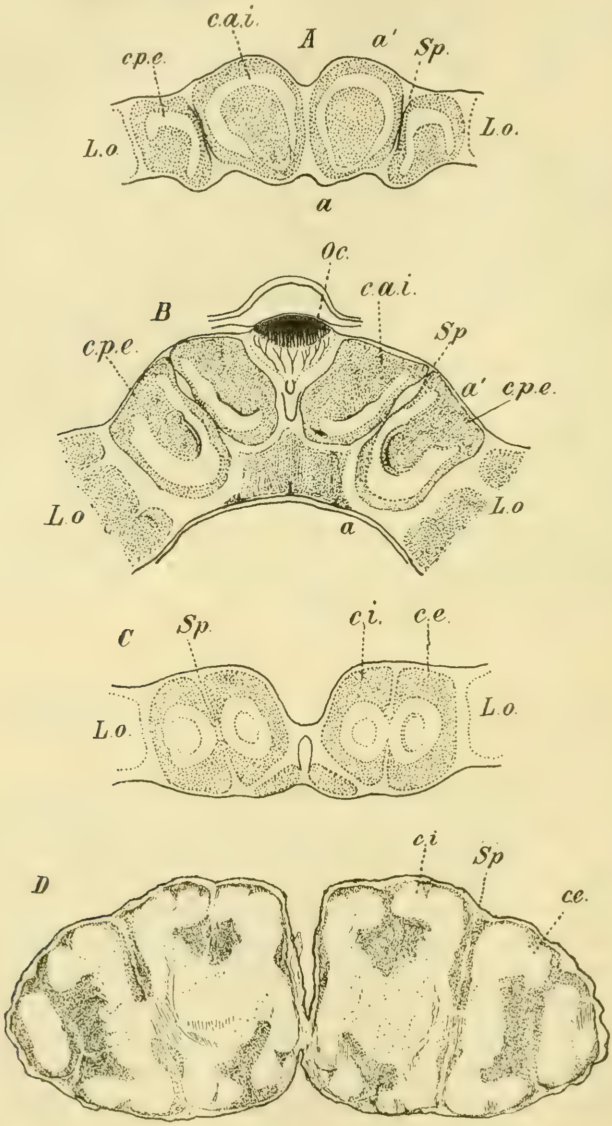
Was die Dicke anbetrifft, so finden wir sie unter den Bienen am stärksten ausgebildet bei der Arbeiterin, an zweiter Stelle bei der Königin, am schwächsten bei der Drohne. Der höchste Punkt wird auch hier von Vespa erreicht.

Die verschiedene Lage der Furche der pilzhutförmigen Körper

(la Scissure du corps pédonculé, Viallanes).

Wir haben gesehen, daß jeder pilzhutförmige Körper auf seiner Oberfläche eine Furche hat, welche genau an der Grenzlinie der beiden Becher liegt. Die Autoren haben diese Linie als eine von vorn nach hinten gehende Linie beschrieben, welche den äußeren Becher von dem inneren trennt. Ich habe diese Furche auch an meinen Plattenmodellen erhalten und finde, daß sie bei den drei Formen der Bienen verschieden liegt. Im Gehirn der Königin hat diese Furche folgende Lage: ihr vorderes Ende ist von der medianen Intercerebralfurche weiter entfernt als ihr hinteres Ende (Textfig. 6 A). Der Neigungswinkel der Spaltungsfurche zur medianen Intercerebralfurche ist bei der Drohne und Königin kleiner, während bei der Arbeitsbiene die Spaltungsfurche beinahe, bei der Wespe aber vollständig parallel zur Intercerebralfurche liegt (Textfig. 6 D).

Die Gründe hierfür liegen in der verschiedenen Entwickelung der Becher, wie nachher gezeigt werden wird.



Textfig. 6. Horizontalschnitte des Gehirns der Bienen und der Wespe. A Königin, B Drohne, C Arbeitsbiene, D Wespe. (A, B, D Originale, D nach VIALLANES.) *c.a.i* die vorderen inneren Becher, *c.p.e* die hinteren äußeren Becher, *c.i* die inneren Becher, *c.e* die äußeren Becher, *Sp* Spaltungsfurche, *Oc* das mediane Scheitelauge (Ocell), *Lo* Lobus opticus.

Die Vergleichung der Becher.

Jeder pilzhutförmige Körper hat im Innern zwei Bildungen aus Fibrillärsubstanz, welche wie zwei nebeneinander befindliche Becher[1]) aussehen. Das sind die „Calices" nach der Benennung NEWTONS (1879). Man sieht an den Frontalschnitten, daß es einen inneren und äußeren Calyx (Becher) gibt. Jeder Becher sieht bei einem Frontalschnitt wie ein Hufeisen aus. Aber wenn man die Frontalschnitte bei der Drohne von vorn nach hinten verfolgt, konstatiert man, daß die inneren Becher in einer mehr nach vorn gelegenen Ebene als die äußeren liegen. Die Becher, welche die Autoren die „inneren" nennen, sind ein wenig weiter nach vorne zu gelegen, und ihre Höhlungen blicken ebenfalls nach vorn. Diese Anordnung ist bei der Königin und Drohne sehr ausgeprägt, während sie bei der Arbeitsbiene weniger ausgebildet ist. Aus diesem Grunde habe ich die inneren Becher der Königin und Drohne unter dem Namen „die vorderen inneren Becher" beschrieben. Die von den Autoren „äußere" genannten Becher sind bei diesen letztgenannten Formen (Königin und Drohne) etwas nach hinten gelegen und ihre Höhlungen sind ebenfalls nach hinten gerichtet. Ich habe diese Becher die „hinteren äußeren Becher" genannt. Die Ausdrücke „äußere und innere Becher" darf man nur bei der Wespe und Arbeitsbiene anwenden, wo die Längsfurche der Becher von vorn nach hinten verläuft (Textfig. 6 D). Diese Richtung der Längsfurche ist durch das beträchtliche Wachstum des vorderen Randes des äußeren Bechers nach vorne und des hinteren Randes des inneren Bechers nach hinten zu erklären. Man versteht jetzt, daß die Lage der Becher die Lage der Längsfurche bestimmt und daß der Unterschied in der Richtung der Längsfurche von dem Wachstum der Becher abhängig ist. Zusammenfassend können wir sagen, daß es bei zwei Formen der Bienen (Drohne und Königin) zwei vordere innere und zwei hintere äußere Becher und nur bei der Arbeitsbiene und Wespe zwei äußere und zwei innere Becher gibt.

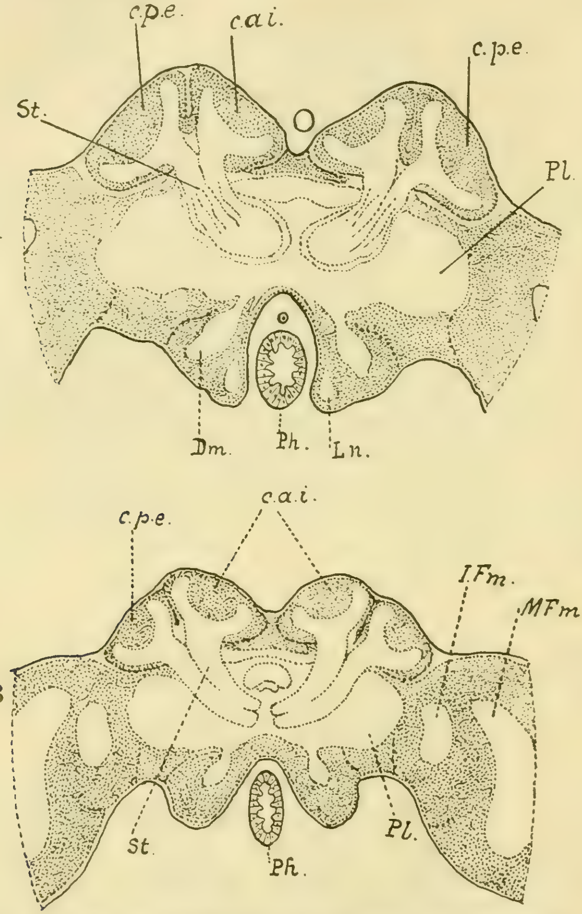
Die Form und die Größe der Becher.

Wie man an den Modellen (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3) und an den Frontalschnitten des Gehirns (Textfig. 7, 8) sehen kann, sind die vorderen inneren Becher und die hinteren äußeren Becher bei der

---

1) FLOEGEL (1878).

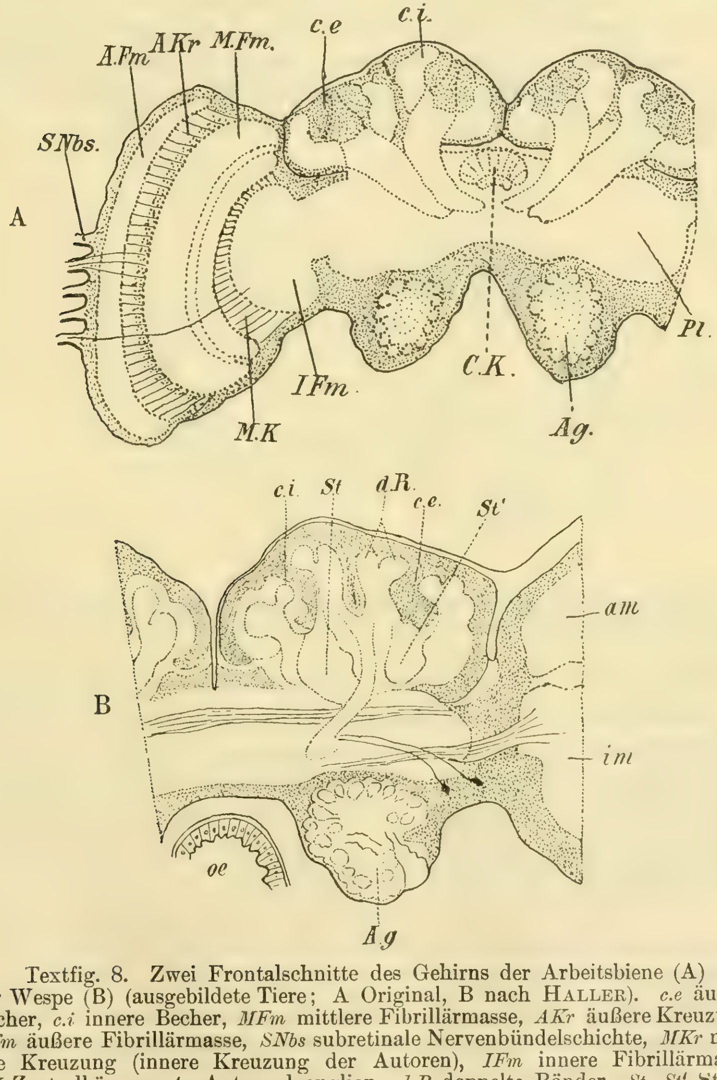
Königin und bei der Drohne gleich gestaltet, bei den Arbeitsbienen aber nicht allein größer an Volumen, sondern auch etwas verschieden in der Gestalt.



Textfig. 7. Zwei Frontalschnitte des Gehirns der Drohne (A) und der Königin (B) (ausgebildete Tiere). *c.p.e* die hinteren äußeren Becher, *c.a.i* die vorderen inneren Becher, *Pl* Protocerebralloben, *St* Stiele, *Dm* Dorsalmasse, *JFm* innere Fibrillarmasse, *MFm* mittlere Fibrillärmasse.

Die Becher der Bienen sind im allgemeinen oval; sie scheinen seitlich etwas zusammengedrückt zu sein. Die inneren Becher sind, wie Kenyon richtig beschrieben hat, vorne breiter und hinten, wahrscheinlich der Ocellarnerven wegen, etwas enger; dies ist besonders ausgeprägt beim Gehirn der Königin, wie man an einem Horizontalschnitt sehen kann (Textfig. 6).

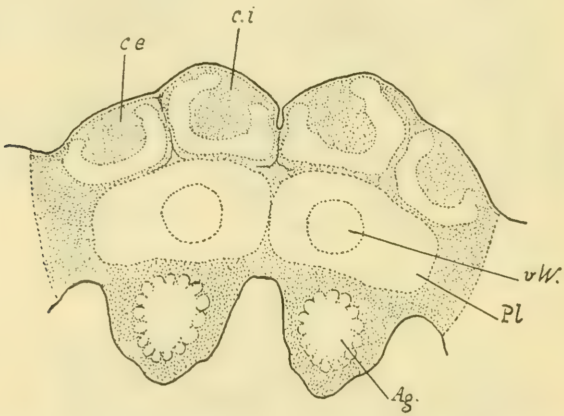
Ein charakteristisches Merkmal bei allen drei Formen der Bienen und auch beim Bombus ist die gleichmäßige Dicke der Wände und der Ränder. Bei der Arbeitsbiene ist der Becher am Rand abgerundet. Etwas verschieden ist die Sache bei Vespa. Nach den Abbildungen von VIALLANES (1886), BERLESE (1907) und HALLER (1904) (Fig. loc. cit., Textfig. 10) sehen wir genau, daß die Wände viel dicker als bei der Arbeitsbiene sind und ihre Ränder



Textfig. 8. Zwei Frontalschnitte des Gehirns der Arbeitsbiene (A) und der Wespe (B) (ausgebildete Tiere; A Original, B nach HALLER). *c.e* äußere Becher, *c.i* innere Becher, *MFm* mittlere Fibrillärmasse, *AKr* äußere Kreuzung, *AFm* äußere Fibrillärmasse, *SNbs* subretinale Nervenbündelschichte, *MKr* mittlere Kreuzung (innere Kreuzung der Autoren), *IFm* innere Fibrillärmasse, *CK* Zentralkörper, *Ag* Antennalganglion, *d.R* doppelte Ränder, *St, St'* Stiele.

auf dem Querschnitt zwei Lappen zeigen (Textfig. 8 B *dR*). Daraus folgt, daß die Fibrillärsubstanz bei Vespa eine größere Masse darstellt. Ein Lobus des Randes ist bei ihr (Textfig. 8 *dR*) nach innen gerichtet, so daß in den ersten Frontalschnitten des Gehirns die Ränder der Becher doppelt erscheinen.

Bezüglich des Volumens bemerken wir bei einer Vergleichung der Frontalschnitte (Textfig. 7, 8), daß die Becher der Arbeitsbiene etwas größer sind als die der Königin und der Drohne. Die Höhlung der Becher ist ebenfalls größer bei der Arbeitsbiene; dementsprechend erscheint die Masse der Zellen (die sogenannten „intellectiv cells"), welche diese Höhlung füllen, größer als bei Königin und Drohne (siehe auch Fig. 13, 16, 19).

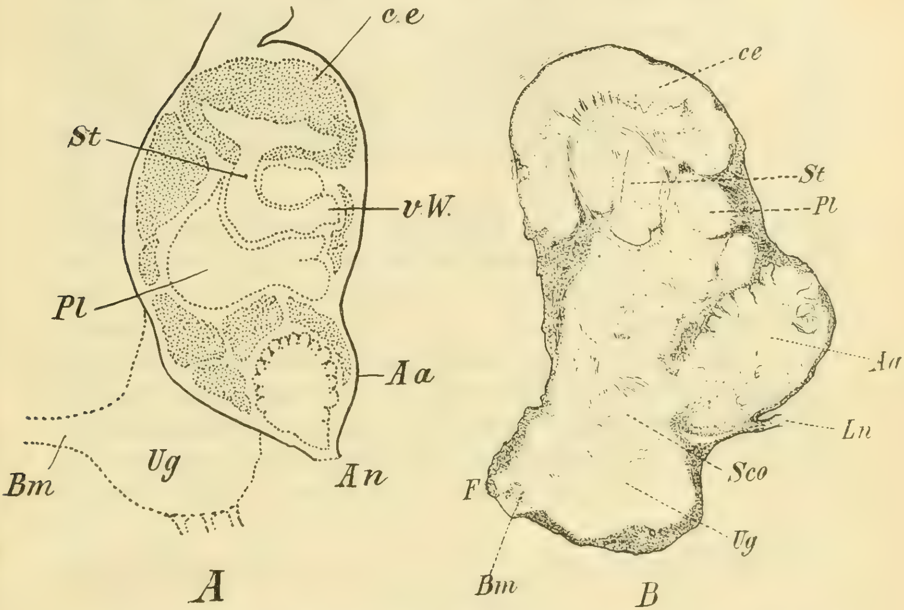


Textfig. 9. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene (ausgebildetes Tier). Die Becher *(c.e, c.i)* berühren die Protocerebralloben *(Pl)*.

Bei der Drohne ist diese Höhlung am kleinsten; die Zahl der Intellektiv- und Assoziationszellen ist also bei den beiden letztgenannten Formen kleiner und infolgedessen die Möglichkeit der intellektuellen Fähigkeiten mehr reduziert als bei Arbeitsbienen oder Wespen. Die Sache ist leicht erklärlich, wenn wir bedenken, daß die intellektuelle Tätigkeit bei der Königin und Drohne bedeutend geringer ist als bei der Arbeitsbiene.

Ein anderes Merkmal ist noch bei der Arbeitsbiene und besonders bei der Wespe vorhanden. Es besteht in einem Herabwachsen der Becher nach vorne und nach hinten. Die ersten Frontalschnitte zeigen uns (Textfig. 9), daß die Becher der ausgebildeten Arbeitsbienen und Wespen die größte Höhlung besitzen und mit ihren Wänden auf die Fibrillärmasse der Protocerebralloben

gestützt erscheinen. Diese Bildung ist durch das bedeutende Wachstum der vorderen Wände der Becher erklärt. Besonders bei Wespen, wie man an einem Sagittalschnitt sehen kann (Textfig. 10), sind die vorderen Wände der Becher nach vorne sehr stark entwickelt und die hinteren Wände nach hinten, so daß sie über die Fibrillärmasse der Protocerebralloben herabzuwachsen scheinen.



Textfig. 10. Zwei Sagittalschnitte des Gehirns der Biene (A) und der Wespe (B) (letztes Bild B nach VIALLANES). *c.e* äußere Becher, *St* Stiele, *v.W* vordere Wurzel, *Pl* Protocerebralloben, *Aa* Antennenanschwellungen, *Ln* Labralnerv, *Sco* Unterschlundkommissur, *Ug* Unterschlundganglion, *Bm* Bauchmark.

Die Neigung der Längsfurche der Becher ist jetzt leicht erklärlich durch das Wachstum der Becher, und zwar wachsen die inneren vorderen Becher nach hinten und die äußeren hinteren nach vorne. Dieses Wachstum erreicht das Maximum besonders bei Vespa, wo wir die Ausdrücke „äußere und innere Becher" im eigentlichen Sinne brauchen können.

Ich gebe in der folgenden Tabelle die Hauptmerkmale wieder, welche uns eine Vergleichung des Gehirns der Bienen miteinander und mit dem der verwandten Formen, besonders mit Bombus und Vespa, erleichtern.

Tabelle.

Die Becher immer gleich	Zwei innere und zwei äußere Becher	Die Becher stellen das Maximum in der Entwickelung dar. Die Zellschicht und die Höhlung sind mehr gewölbt. Die Wände sind dicker als bei den Arbeitsbienen. Die Ränder sind doppelt und nach innen gebogen . Wespe
		Die Becher sind im allgemeinen größer als bei der Königin. Die Zellschicht mehr gewölbt und die Höhlung größer als bei der Königin. Die Wände und die Ränder haben dieselbe Dicke. Der höchstentwickelte Typus der Bienen: Arbeitsbiene
	Zwei vordere innere Becher und zwei hintere äußere Becher	Die Zellschicht der Becher wenig gewölbt. Die Höhlung größer als bei den Drohnen. Die Wände und die Ränder haben dieselbe Dicke: Königin
		Die Zellschicht der Becher ist nicht mehr gewölbt, sondern sie bildet äußerlich eine gerade Linie. Die Höhlung weniger entwickelt als bei der Königin. Die Wände und die Ränder der Becher haben dieselbe Dicke . . . Drohne.

Die Stämme und die Wurzeln der pilzhutförmigen Körper.

Um die Beschreibung zu erleichtern, habe ich ein Wachsmodell der pilzhutförmigen Körper hergestellt. Taf. 10, Fig. 7, 8, 9, 10 stellt das Modell des pilzhutförmigen Körpers einer Drohne dar. Man kann bei der vergleichenden Beschreibung von diesem Modell oder von den Frontal- und Sagittalschnitten ausgehen. Vom Grunde jedes Bechers setzt sich ein zylindrischer Stamm fibrillärer Natur fort. Die beiden Stämme nähern sich, bis sie sich berühren und zusammen in schiefer Richtung gegen die Medianebene verlaufen. Man spricht daher von dem äußeren und inneren Stamm bis zu der Vereinigungsstelle (Fig. 35 *Kr*). Hier scheinen sich die Stämme zu durchdringen (Fig. 35, 36) und hier teilen sich die Fasern dichotomisch (Textfig. 2); ein Zweig ist frontalwärts gerichtet und der andere medianwärts. Diese wichtige Stelle beschreibe ich unter dem Namen: „Die Kreuzung der Stämme" (Fig. 35 *Kr*). Die Gesamtheit der Nervenfasern, welche von der Kreuzung ausgehend frontalwärts sich richten, bilden die „vordere Wurzel" (The anterior

Root of the Mushroom Body, KENYON 1896 [*v. W*]). Die beiden vorderen Wurzeln (Textfig. 10 A) *(v. W)* dringen in die fibrilläre Masse der Protocerebralloben ein, begeben sich frontalwärts, wobei sie mit ihren entsprechenden Stämmen einen Winkel etwas kleiner als 70° bilden und endigen plötzlich an dem Neurilemm, wie die Sagittalschnitte zeigen (Textfig. 10). Die anderen Nervenfasern, welche medianwärts gerichtet sind, bilden ebenfalls eine Wurzel, welche von KENYON unter dem Namen „The inner Root" beschrieben war. Diese innere Wurzel (Fig. 13 *IW*) ist sowohl in dem Modell als auch in den Frontalschnitten zu sehen. Die beiden inneren Wurzeln endigen in der Nähe der Medianlinie unterhalb des Zentralkörpers, ohne sich direkt zu berühren. Die Lage der Stämme und der Wurzeln ist dieselbe bei allen drei Formen der Bienen, nur ihre Dicke ist verschieden. Sie erscheinen bei Arbeitsbienen dicker als bei der Königin oder der Drohne; ebenso sind sie dicker bei dem ausgebildeten Tiere als bei der Puppe. Das ist ein Beweis, daß die Zahl der Assoziationsfasern zugenommen hat. Das Maximum der Entwickelung findet man bei der Wespe, wo die Stämme und Wurzeln so dick sind, daß sie von der fibrillären Grundmasse sehr schwer zu unterscheiden sind. Diese Entwickelung hat FLOEGEL veranlaßt, das Gehirn der Wespe in eine ganz besondere Gruppe zu stellen.

Die Entwickelung und die Struktur der pilzhutförmigen Körper.

Das vergleichende Studium der jungen Stadien in der Entwickelung der pilzhutförmigen Körper erleichtert die Erklärung der komplizierten Form und Struktur bei dem ausgebildeten Tiere. Wir werden darum die beiden Bilder (Taf. 14, Fig. 35, 36) vergleichen. Fig. 35 zeigt einen pilzhutförmigen Körper nach einem Frontalschnitt des Gehirns einer jungen Puppe. Daneben (Fig. 36) sieht man den entsprechenden Schnitt eines pilzhutförmigen Körpers von einer alten Arbeiterin. Auffallend ist die Beziehung zwischen der fibrillären Substanz und der umgebenden Ganglienzellrinde. Bei der Puppe ist die fibrilläre Masse noch nicht vollständig entwickelt, während sie bei dem ausgebildeten Tiere eine viel größere Masse bildet.

Bei der Puppe sind die Becher noch nicht ausgebildet (Fig. 35). Man unterscheidet zwei fibrilläre Massen, welche mit zwei Stämmen in Verbindung stehen. In beiden Bechern über-

wiegen noch die Ganglienzellen an Masse über die fibrilläre Substanz; die letztere hat noch keine becherförmige Gestalt, sondern besitzt statt der Höhlung des Bechers nur eine kleine Vertiefung. Wir haben hier ein Stadium, welches dem von Floegel (loc. cit., Taf. 24) und Haller (loc. cit., Fig. 6 B) für Blatta gegebenen Bild ziemlich ähnlich ist.

Man unterscheidet vom topographischen Standpunkte zwei Arten von Zellen in der Ganglienzellrinde. Oberhalb jedes Bechers sieht man drei Gruppen von Ganglienzellen (Fig. 35, 36 *1*, *2*, *3*): eine mittlere *(2)* und zwei laterale Gruppen *(1*, *3)*. Die beiden letzteren bilden im wesentlichen eine einzige Gruppe, welche die mediane wie ein Ring umgibt (wie schon Haller bemerkte). Diese drei Gruppen von Zellen sind voneinander und von dem übrigen Teil der Ganglienzellrinde durch ein Neuroglianetz getrennt. Ich habe die Nervenfasern dieser drei Gruppen von Ganglienzellen in mehreren Schnittserien verfolgt und bin zu der Ueberzeugung gekommen, daß sie ausschließlich den Stamm bilden, und zwar die mediane Gruppe *(2)*, den mittleren Teil des Stammes und die der Lateralgruppen den peripherischen Teil (A). Man kann also diese Zellen als spezifische Ganglienzellen der Stämme und der Wurzeln betrachten. Bei dem ausgebildeten Tiere findet man sie in der Höhlung der Becher, welche sie ausfüllen (Taf. 14, Fig. 36 *1*, *2*, *3*).

Die anderen Zellen umgeben die drei erwähnten Gruppen (Taf. 14, Fig. 35, 36 *4*). Beim ausgebildeten Tier liegen diese Zellen außerhalb der Becher, deshalb werde ich sie als Ganglienzellen der Wände beschreiben.

Fig. 36 zeigt die vollständig entwickelten Becher der Arbeitsbiene. Diese Becher sind durch eine große Längsfurche getrennt *(Sp)*; ihre Wände gelangen durch Wachstum bis nahe an die äußere Oberfläche und endigen in abgerundeten Rändern. Eine große Konkavität befindet sich in der Mitte, wo jetzt die drei Gruppen von Ganglienzellen *(1*, *2*, *3)* liegen.

Bei jungen Puppen haben viele Wandzellen ihre Fortsätze noch nicht gebildet. Während der weiteren Entwickelung im Puppenstadium entstehen noch mehr Fortsätze der Zellen und dadurch nimmt die Fasermasse zu; infolgedessen wachsen die Becher nach oben, bis sie die drei Ganglienzellgruppen *(1*, *2*, *3)* von allen Seiten umgeben, so daß die letzten in der Konkavität der Becher zusammengefaßt sind. Die Wandzellen *(Zc)* erzeugen offenbar Assoziationsfasern, welche die verschiedenen Teile der Becher miteinander oder mit anderen Gehirnteilen verbinden.

Assoziationsbahnen existieren schon bei den jungen Puppen (Fig. 35 *5*, *6*), wo die Verbindungsfasern mit dem Lobus opticus oder mit der dorsalen Kommissur schon vorhanden sind. Ebenso das Faserbündel *(7)*, welches die inneren Wände der beiden Becher in Verbindung bringt.

Kenyon bemerkt, daß die Ganglienzellen der Becher zum Teil in der Form an die multipolaren Zellen der höheren Tiere erinnern. Meine Präparate zeigen, daß nur die Zellen der Mediangruppe *(2)* solche Form besitzen. Diese Zellen sind etwas größer als die übrigen und erhalten diese Form wahrscheinlich lediglich durch Zusammendrückung infolge ihrer dichten Lage.

Die Protocerebralloben und die Ocellarglomerulen.

Die in der Mitte des Protocerebrums gelegenen fibrillären Teile zeigen keine bedeutenden Verschiedenheiten bei den drei Bienenformen.

Die Protocerebralloben (Fig. 13 *Pl*) bilden vorne (Fig. 11, 17 *Pl*) zwei in der Medianlinie sich berührende Lappen, welche aber nach hinten zusammengeschmolzen sind (Fig. 13). An ihrer vorderen und unteren Seite befinden sich zwei kleine Anschwellungen, von Viallanes als „Tubercules optiques", von Kenyon als „Optic bodies" beschrieben. Man könnte diese Körper „optische Kerne" nennen (Fig. 17 *o.K*). Die Protocerebralloben sind an allen Seiten von einer dünnen Schicht kleiner Assoziationszellen umgeben. Außerhalb dieser Schicht findet man eine Schicht großer Ganglienzellen (Verbindungselemente). Der obere Teil der Ganglienzellschicht, also die oberhalb des Zentralkörpers und auch in der Gegend der Ocellarnervenbrücke gelegene Schicht, ist von Haller als „Pars intercerebralis" beschrieben worden. Diese Schicht besitzt auffällig große Zellen. Solche Zellen sind aber nicht nur an der dorsalen Seite der Protocerebralloben lokalisiert, sondern ich habe sie auch auf der Ventralseite der Loben gefunden.

Die beiden Hälften der Protocerebralloben sind durch zahlreiche Kommissuren verbunden. Viallanes und Kenyon haben sie ausführlich beschrieben. Es gibt vornehmlich eine dorsale, eine ventrale, eine vordere und eine hintere Kommissur.

Die Dorsalkommissur (The superior dorso-cerebral Commissure, Kenyon 1896) liegt nach Kenyon oberhalb des Zentralkörpers und sendet die Fasern in die Stiele der pilzhutförmigen Körper. Hier

habe ich nur zu bemerken, daß diese Kommissur (Fig. 20 *Dc*) in den Frontalschnitten des Gehirns der Puppen nicht nur Fasern in die Stiele sendet, sondern noch eine direkte Verbindung mit den Wänden der inneren Becher aufweist. Einige Fasern begeben sich sogar in die äußeren Becher (Fig. 20). Die anderen Kommissuren verbinden hauptsächlich die beiden Lobi optici miteinander.

Die Ocellarglomerulen (Fig. 22 *Ogl*), die man auch als Kerne der Ocellen bezeichnen könnte, zeigen auch dieselbe Form und Struktur bei allen drei Bienenformen (Drohne, Königin und Arbeitsbiene). Sie stehen in direkter Beziehung mit dem äußeren Teil des Zentralkörpers. Fasern von der Pars intercerebralis (Haller) dringen durch den Zentralkörper in die Ocellarglomerulen ein und gelangen dann weiter als Ocellarnervenfasern in die Ocellen. Charakteristisch finde ich einen Teil der Fasern, welche aus den inneren Kapseln des Zentralkörpers kommen und eine Kreuzung vor dem Eintritt in die Ocellarglomerulen bilden (siehe Frontalschnitt Fig. 22).

Die Ocellarnervenbrücke
(Fig. 24, 27, 30 *Br*).

zeigt auch bei allen drei Formen der Bienen große Uebereinstimmungen. Sie entsteht aus den Fasern, welche von den Ganglienzellen der Pars intercerebralis kommen. Man kann dieses fibrilläre Organ als eine chiasmatische Bahn der Ocellarnerven betrachten, denn die Frontal- und Sagittalschnitte beweisen, daß sie mit den Ocellarnervenfasern in enge Beziehung treten. Das hat mich veranlaßt, sie als Ocellarnervenbrücke zu bezeichnen, da die Benennungen von Viallanes: „le pont des lobes protocérébraux“ und von Kenyon: „the fibrillar arch“ diese Beziehungen nicht ausdrücken.

Lobus opticus
(Sehlappen, Leydig 1864).

Vom topographischen Standpunkt aus finde ich bei den drei Formen der Bienen einige Unterschiede in der Größe und Lage des Lopus opticus. Bei der Königin ist er am kleinsten und scheint ein wenig nach unten gebogen zu sein (vergl. die Bilder Taf. 10, Fig. 1, 2, 3). Bei der Arbeitsbiene ist er größer als bei

der Königin und hat dieselbe Form, während er bei der Drohne auffallend groß erscheint, was offenbar mit der Größe der Augen zusammenhängt. Das Diagramm (Textfig. 5) veranschaulicht den Unterschied.

Außerdem ergibt sich aus der Vergleichung der Horizontalschnitte untereinander, daß bei der Arbeitsbiene der Lobus opticus in derselben Ebene mit dem Protocerebrum sich befindet, während er bei der Drohne nach hinten gebogen ist.

Die Drohne hat die größten Sehlappen aber verhältnismäßig kleine pilzhutförmige Körper. Die Entwickelung der Sehlappen steht im umgekehrten Verhältnis zu der Entwickelung der pilzhutförmigen Körper, wie schon Haller (1904) bei anderen Insekten bemerkt hat.

Die Bestandteile des Lobus opticus sind deutlich in den Frontalschnitten einer Puppe (Fig. 20) zu sehen. Ein Vergleich mit einem Frontalschnitt des Lobus opticus bei dem ausgebildeten Tiere (Textfig. 8 A') zeigt uns, daß die fibrillären Massen beim ausgebildeten Tier größer sind als bei den Puppen und infolgedessen scheinbar enger beisammenliegen.

Ich beschreibe nun die einzelnen Teile des Lobus opticus.

Die subretinale Nervenbündelschicht und die äußere Fibrillärmasse.

(La Couche des fibres post-rétiniennes und La lame ganglionnaire, Viallanes.)

Diese beiden Teile habe ich zusammen beschrieben, da sie in engem Zusammenhang stehen. Die äußere Fibrillärmasse des Lobus opticus der Bienen (Taf. 11, 12, 13 *AFm*) hat die Form einer Kapsel oder einer konkav-konvexen Linse, deren Gestalt der Form des Facettenauges entspricht. Ihre konkave Fläche ist nach innen gerichtet. Auf den Frontalschnitten erscheint sie größer als auf den Horizontalschnitten.

Während diese Fibrillärmasse bei den Drohnen (Fig. 33) eine beträchtliche Größe besitzt — wegen der hohen Entwickelung der Facettenaugen — ist sie bei der Arbeitsbiene (Fig. 21) und Königin (Fig. 16) kleiner.

Ich will die Struktur dieser äußeren Fibrillärmassen nur bei den Drohnen beschreiben, da sie bei den beiden anderen Formen prinzipiell dieselbe ist.

Man unterscheidet (Fig. 32) drei Schichten: 1) eine äußere

Ganglienzellschicht *(A)*, welche mit „la couche à noyaux“ von VIALLANES übereinstimmt; 2) eine mittlere *(B)*, die langgezogene Spindeln von Fibrillärsubstanz enthält; sie ist „la couche des palissades“ von VIALLANES, welche den größten Teil der Fibrillärmasse bildet. Die dritte innere Schicht *(C)* ist dünn und besteht aus einer Reihe kleiner Zellen, die ein inneres Fibrillennetz *(ghh')* bilden.

Die äußere Schicht *(A)* besitzt birnförmige Ganglienzellen *(Gz)*, deren Fortsätze nach zwei entgegengesetzten Richtungen gerichtet sind. Die einen *(a)* gehen direkt in die Nervenbündel *(Nb)*, die anderen in die Spindeln der mittleren Schicht *(B)*. Zwischen den Ganglienzellen der äußeren Schicht sieht man Fasern, welche direkt aus den Spindeln kommen und in die Nervenbündel übergehen.

Die mittlere oder die Spindelschicht besteht aus einer mehr oder weniger großen Anzahl von Bündeln (Spindeln *Sp*) von fibrillärer Substanz. Zwischen diesen liegt ein sog. Neuroglianetz aus Zellen und Fasern, welche durch eine geringere Färbung und Imprägnation charakterisiert sind.

Zur Struktur der Spindeln ist zu bemerken: bei Anwendung der gewöhnlichen Färbungsmethoden scheinen sie aus einer einzigen Masse oder Faser zu bestehen. Bei eingehender Untersuchung der nach der Methode von CAJAL erlangten Präparate sieht man, daß eine Spindel nicht nur aus einer einzigen Faser, sondern aus mehreren feinen Nervenfasern besteht, welche nebeneinander liegen. Diese Fasern sind zum Teil Verlängerungen der Fasern des äußeren Chiasma und laufen durch die Spindeln direkt in die subretinalen Nervenbündel. Andererseits kommen Nervenfasern aus der äußeren Ganglienzellschicht in die Spindeln und gehen ohne Unterbrechung durch die Spindel in das äußere Chiasma über. Schließlich gibt es noch Fasern, welche die Spindeln mit den Zellen des sog. Neuroglianetzes (HALLER) in Beziehung setzen, indem sie seitlich an den Spindeln austreten.

Die beiden Spitzen der Spindeln liegen in einer hellen Zone, welche die mittlere Schicht begrenzt. In der unteren hellen Zone findet man eine Reihe kleiner runder und manchmal ovaler Zellen, die an ein feines Fibrillennetz sich anschließen. Diese Zellen bilden die „innere Schicht der äußeren Fibrillärmasse“ *(c)*. Zwischen je zwei Spindeln findet sich nur eine, manchmal auch zwei solcher Zellen.

Während die äußere Fibrillärmasse ebenso wie die subretinale Nervenbündelschicht nach außen von einer Neurilemmschicht mit

spindelförmigen Kernen umgeben ist, wird sie nach innen durch ein dreifaches Fibrillennetz abgeschlossen, wie es besonders bei den Drohnen deutlich sichtbar ist. Man unterscheidet ein mittleres dickes Netz *(g)* und zwei äußere dünnere *(h, h')*. Diese drei Fibrillennetze scheinen von den Fortsätzen der Zellen *(f)* und *(i)*, die zu beiden Seiten liegen, gebildet zu werden. Eine mit Kernen versehene Membran wie sie HALLER (loc. cit. Taf. 16, Fig. 23 b) bei Eristalis an der inneren Oberfläche der äußeren Fibrillärmasse gezeichnet hat, existiert bei der Biene nicht. Diese Fibrillenschichten *(ghh')* entsprechen wahrscheinlich der vierten Schicht, die von PARKER (1897) bei Crustaceen in der ersten (d. h. äußeren) Fibrillärmasse unter dem Namen „The layer of Punktsubstanz" beschrieben wurde, weil sie nur eine fibrilläre Struktur besitzt.

Die oben beschriebenen Spindeln sind in Gruppen angeordnet. Bei Drohnen besonders bilden jedesmal 3—7 eine Gruppe und die Fasern, die von innen nach oben ausgehen, sammeln sich zu Bündeln, welche unter dem Namen „Nervenbündel" in das Facettenauge eintreten. Sie bilden also die subretinale Nervenbündelschicht.

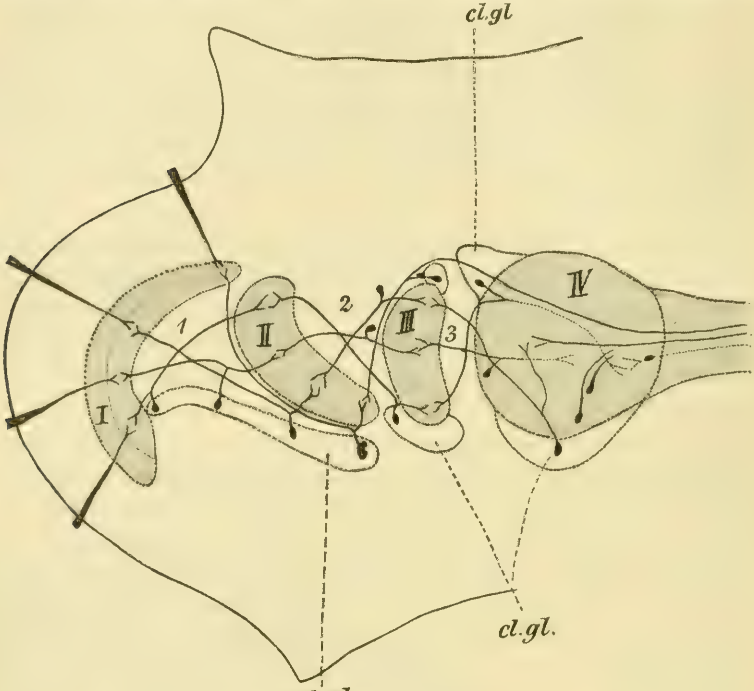
An den äußeren Enden der Spindeln zieht sich ein feines Fibrillennetz hin, welches aber viel schwächer ist als die erwähnten Fibrillennetze *(ghh')*, welche am inneren Ende der Spindeln liegen. Die Fasern dieses äußeren Netzes gehen von Zellen aus, welche mehr oder weniger regelmäßig zwischen den Spindeln und ihren äußeren Fortsätzen liegen. Zellen gleicher Art liegen zwischen den Spindeln, und ihre Fasern bilden hier ein Netz, welches als „Neuroglianetz" (HALLER) bezeichnet wird. Ich muß die Frage offen lassen, ob diese Zellen wirklich Neurogliazellen oder aber Assoziationszellen sind. In den Präparaten sind diese Zellen weniger gefärbt.

Die äußere Kreuzung *(AKr)*.

Diese Kreuzung ist nur in den Horizontal- und Sagittalschnitten zu erkennen (Fig. 34). In den Frontalschnitten (Taf. 11, Fig. 21) bilden die Fasern kein eigentliches Chiasma; man sieht die Fasern (Fig. 21 *AKr)*, welche von dem unteren Rand der mittleren Fibrillärmasse *(MFm)* nach dem oberen und vorderen Rand der äußeren Fibrillärmasse gehen.

Ueber den cellulären Ursprung der Chiasmafasern existieren zwei verschiedene Auffassungen. Nach dem Schema KENYONS (Textfig. 3) entspringen die Fasern des äußeren Chiasma aus der distalen Ganglienzellschicht der äußeren Fibrillärmassen, gehen von außen nach innen und enden in der mittleren Fibrillärmasse.

Ein anderes Schema ist von PARKER (1897) bei Crustaceen aufgestellt (Textfig. 11). Nach diesem Verfasser haben die Chiasma-



Textfig. 11. Schematische Darstellung des Lobus opticus der Crustaceen (nach PARKER). Die Beziehung der Neuronen. *I, II, III, IV* erste, zweite, dritte, vierte Fibrillärmasse, *1, 2, 3* erste, zweite, dritte Kreuzung, *cl.gl* Ganglienzellschicht.

fasern den umgekehrten Verlauf; sie entspringen nämlich aus der Zellschicht, welche die zweite Fibrillärmasse umgibt. Der Stammfortsatz dieser Zellen sendet eine Kollaterale in die Fibrillärmasse II, der größte Fortsatz aber geht als Chiasmafaser von innen nach außen in die Fibrillärmasse I. Eine solche Anordnung ist auch von HALLER (1904) bei Gomphus und bei der Biene gefunden.

Die Meinung KENYONS kann ich bei den Bienen teilweise bestätigen, da ich auch Zellen in der äußeren Fibrillärmasse gefunden habe, deren Fortsätze durch die Spindeln gehen und als

Chiasmafasern nach innen in die mittlere Fibrillärmasse sich begeben; aber der größte Teil der Chiasmafasern nimmt seinen Ursprung aus den Zellen, welche die mittlere Fibrillärmasse umgeben, genau wie sie PARKER und HALLER abgebildet haben; diese Chiasmafasern gehen von innen nach außen.

Die Verbindung der Fasern mit ihren Zellen ist nur in den Horizontalschnitten leicht zu verfolgen (Fig. 34). So habe ich bei den Drohnen durch die Neurofibrillenmethode sehr klare Bilder gewonnen, welche die beiden Arten von Fasern erkennen lassen.

Es gibt drei verschiedene Zellengruppen, welche an der äußeren Kreuzung beteiligt sind. Die Zellen a, a', a''', welche die mittlere Fibrillärmasse umgeben, schicken eine Kollaterale in die mittleren Fibrillärmassen. Der Neurit dieser Zellen bildet eine Chiasmafaser, welche distal in die Spindelschicht geht und in die subretinale Spindelschicht sich fortsetzt. Diese Zellen sind von mittlerer Größe[1]). Eine andere Gruppe von größeren Zellen *(a)* umgibt äußerlich den mittleren Teil des Chiasma *(AKr)* und ihre Fortsätze gehen als Chiasmafasern nach außen in die Fibrillärmasse ein. Die dritte Gruppe von Zellen liegt distal in der äußeren Fibrillärmasse; von ihnen ist aber schon gesprochen worden. Ihre Neurite gehen durch die Spindeln, werden dann Fasern des äußeren Chiasma und setzen sich in die mittlere Fibrillärmasse fort.

Die mittlere Fibrillärmasse.

Die mittlere Fibrillärmasse *(MFm)* hat die Form einer konkavkonvexen Linse von fibrillärer Natur, deren distale konvexe Oberfläche mit dem äußeren Chiasma und deren proximale konkave Fläche mit dem mittleren Chiasma in Verbindung steht.

Kleiner bei der Königin (Fig. 16), nimmt diese Fibrillärmasse eine mittlere Größe bei der Arbeitsbiene (Fig. 21) ein und erreicht das Maximum der Ausdehnung bei Drohnen (Fig. 33).

Die größte Achse der mittleren Fibrillärmasse findet sich in der Frontalebene, ganz ähnlich wie wir es schon bei der äußeren Fibrillärmasse gesehen haben. Man findet die größte Länge in der Frontalebene bei den Drohnen entsprechend der Größe ihrer Augen, eine kleinere Länge bei der Arbeitsbiene, die kleinste bei der Königin. Auch in der Horizontalebene ist die mittlere Fibrillär-

---

1) Eine direkte Verbindung dieser Fasern noch mit anderen Zellen von der äußeren Fibrillärmasse, so wie HALLER bei Gomphus und Eristalis abgebildet hat, kann ich in unserem Falle nicht bestätigen.

masse bei der Drohne größer als bei der Arbeiterin und bei der Königin.

Die mittlere Fibrillärmasse ist von allen Seiten von einer Zellschicht umgeben. Die verschiedenen Zellgruppen wie „Rindenbeleg des Gehirns und das keilförmige Ganglion“ Bergers bilden eine und dieselbe Schicht, welche eine ringförmige Gestalt hat; sie umschließt die Fasermasse des äußeren Chiasma und die äußere Fibrillärmasse. Diese Masse hat nicht nur eine Verbindung durch die mittlere Kreuzung mit der inneren Fibrillärmasse, sondern auch eine mit den Protocerebralloben mittels eines „großen breiten Bündels“ (Fig. 34 *Bb*). Dieses entspringt aus dem oberen vorderen und unteren Rand der Fibrillärmasse und sendet Fasernbündel in alle Richtungen nach den verschiedenen Teilen des Gehirns. Diese Bündel sind erstens von Viallanes (1886) und später von Cuccati (1888) und Kenyon (1896) ausführlich beschrieben. Die Autoren haben aber ihren Zusammenhang nicht erkannt.

In der Frontalebene kreuzen sich die Fasern, welche aus dem oberen Rand kommen, mit denjenigen des unteren Randes (Fig. 13 *IKr*). Verfolgen wir die Frontalschnitte (Taf. 11), so erscheinen in der Fig. 13 zwei Bündelchen: das eine entspringt aus dem oberen Rande der mittleren Fibrillärmasse und dringt in die Protocerebralloben ein *(OT)*. Ein Teil der Fasern begibt sich in die Becher, ein anderer mit dem ersten gekreuzten Teil geht nach unten und tritt mit einem Zweig des „Fasciculus opticus antennalis“ direkt in Verbindung. Ich habe dieses Bündel unter dem Namen „der obere Teil des breiten Bündels“ beschrieben. Dieselben Schnitte zeigen ebenfalls ein Bündel *(Ut)*, das, aus dem unteren Rande der mittleren Fibrillärmasse kommend, direkt in die Protocerebralloben hineintritt. Es bildet mit dem ersten *(OT)* oben erwähnten Bündelchen eine Kreuzung, indem es auch Fasern nach oben in die Becher und nach unten in den Fasciculus antennalis sendet. Diese beiden Bündelchen *(Ot, Ut)* sind von den Autoren nicht erwähnt.

Der mittlere Teil des breiten Bündels ist auf den Horizontalschnitten sichtbar, und zwar tritt er am vorderen Rand der mittleren Fibrillärmasse (Fig. 34 *F.s.a*) aus der hellen Zone aus, richtet sich nach innen und verzweigt sich gleich in zwei Bündelchen. Der Verzweigungspunkt (Fig. 34 *V*) liegt bei der Drohne merkwürdigerweise ziemlich weit von den Protocerebralloben entfernt. Von diesem Verzweigungspunkt läuft das hintere Bündel, das bekannte „faisceau supéro-postérieur“ von Viallanes, nach hinten

(F.s.p) und verbindet sich durch das Kommissurensystem mit dem entsprechenden von der anderen Seite.

Die Zellengruppe dieser Fasern findet sich (Fig. 34 *a''*) neben dem vorderen Rand der mittleren Fibrillärmasse, und die Zellengruppe der Kommissuren an der hinteren Seite (*b'*).

Ein anderes Bündelchen, das in einer tieferen Ebene (wenn wir die Horizontalschnitte von oben nach unten verfolgen) liegt, richtet sich von dem Verzweigungspunkt *(V)* nach vorne und tritt endlich in das Protocerebrum ein. Dies ist das vorderste Bündel und entspricht zum Teil dem „faisceau supéro-antérieur) von VIALLANES (*F.s.a*), dessen Ursprung in der Zellgruppe *a''* liegt. Mittels der vorderen Kommissur *(AC)*, welche ursprünglich aus der Zellgruppe *Y* entspringt, setzt sich das Bündelchen *(F.s.a)* weiter auf die entgegengesetzte Seite fort.

Hier muß ich noch ein drittes Bündelchen erwähnen, welches von dem Verzweigungspunkt *(V)* direkt in die innere Fibrillärmasse eindringt (Fig. 34 *Ab*), das anastomosierende Bündel („le faisceau anastomotique“ von VIALLANES). — Die verschiedenen Teile des „breiten Bündels“ sind also folgende:

Direkte Verbindung der äußeren Fibrillärmasse mit dem Gehirn durch das „breite Bündel“

1) Oberer Teil *(Ot)*, aus dem oberen Rand entspringend — das vordere Bündelchen *(F.s.a)*,
2) Mittlerer Teil, aus dem vorderen Rand entspringend — das anastomosierende Bündel *(f.a)*, — das hintere Bündelchen *(F.s.p)*,
3) Unterer Teil *(Ut)*, aus dem unteren Rand entspringend.

Die Struktur der mittleren Fibrillärmasse ist bei allen drei Formen der Bienen dieselbe. Man unterscheidet eine helle mittlere Zone, welche von einer proximalen und einer distalen dunkleren Zone begrenzt ist. Die helle Zone besitzt ebenfalls eine mediane dunklere Zone, welche durch feine Tangentialfasern erzeugt ist.

Die Bildung der Zonen ist von dem Verlauf der Fasern abhängig. Es gibt nur zwei Arten von Fasern in der Fibrillärmasse, welche eine bestimmte Richtung haben, und zwar radiäre und tangentiale Fasern. Die radiären Fasern bilden den größten Teil der Masse. Wie wir schon gesehen haben (Taf. 13, Fig. 32), senden die Zellen der äußeren Schicht *a*, *a'*, *a'''* Fortsätze in die mittlere Fibrillärmasse, welche senkrecht in die äußere dunklere Zone eindringen. Durch die Imprägnationsmethode wird diese Zone viel besser imprägniert als die mittlere und die innere Zone und ihre Fasern sind auf den Horizontalschnitten schief getroffen. Die

Frontalschnitte zeigen aber feine radiäre Fibrillen, die ununterbrochen durch die ganze Masse verlaufen und sich weiter medianwärts in die mittlere Kreuzung fortsetzen. Alle diese radiären Fasern senden in die helle Zone kleine Fortsätze von tangentialen Fasern, welche ein wahres Fibrillennetz hier bilden und so die genannte mittlere dunklere Zone erzeugen. Diese Zone steht mit dem oben erwähnten breiten Bündel in Verbindung.

Die innere Fibrillärmasse.

Auch diese innere Fibrillärmasse ist bei den Drohnen größer als bei der Königin und Arbeiterin, bei letzteren beiden Formen aber kaum merklich verschieden.

Weil diese Masse *(IFm)* bei den Puppen einfachere Verhältnisse in der Struktur zeigt und dadurch die Erklärung der Struktur beim ausgebildeten Tier erleichtert wird, will ich die Puppen als Ausgangspunkt unserer Beschreibung nehmen. Das wird auch eine Vergleichung mit dem Lobus opticus der Crustaceen ermöglichen.

Die Form und die Lage dieser Masse unterscheidet sich bedeutend von den anderen beiden Massen. Ich beziehe mich auf die Horizontal- und Frontalschnitte (Fig. 34, 27). Die Masse besteht bei den Puppen (Drohnen) aus zwei deutlich begrenzten Fibrillärmassen: einer hinteren konkav-konvexen, von vorn nach hinten zusammengedrückten Linse (Fig. 34 *M'*) und einer vorderen mehr bikonvexen und kleineren fibrillären Linse *(M)*, welche in der Konkavität der ersteren *(M')* gelegen ist. Zwischen den beiden Massen *(M, M')* läuft ein später noch zu beschreibendes Bündel von tangentialen Fasern. Die beiden Linsen bilden zusammen einen eiförmigen Körper, welcher in den Frontalschnitten (Fig. 21, 22) einen sphärischen Umriß, in der Horizontalebene einen ovalen aufweist. Die beiden Linsen zeigen während der Entwickelung die Tendenz einer Konzentration zu einer einzigen Masse, so daß sie bei dem ausgebildeten Tiere nicht mehr so deutlich zu unterscheiden sind; deshalb wurden sie von Autoren bei Wespen und Bienen als eine einzige Masse beschrieben.

Die ganze äußere Oberfläche der hinteren Linse *(M')* ist von den Fasern der mittleren Kreuzung bekleidet, während die Linse *M* keine direkten Fasern von dem mittleren Chiasma erhält, sondern nur indirekt durch die Linse *M'*.

Die ganze innere Fibrillärmasse ist von einer Ganglienzell-

schicht umgeben, welche durch die Faserbündel in vier Gruppen geteilt erscheint, und zwar zwei vordere Zellgruppen *(c, c')* für die vordere Linse *M* und zwei hintere Gruppen *(b, b')* an der hinteren Oberfläche der Linse *M'*. Die Zellen der Gruppe *b* verzweigen sich ebenso wie die der Gruppe *a'* der mittleren Masse *(MFm)*: Sie senden einen Fortsatz distal in die mittlere Kreuzung, und der andere Fortsatz dringt senkrecht in die Linse *M'* ein, so daß die letztere eine radiäre Struktur annimmt. Die Zellgruppen *b'*, *c*, *c'* bilden größtenteils die innere Linse *M* und die tangentialen Fasern zwischen den beiden Linsen. Die äußere Linse *M'* erinnert an die Struktur der mittleren Fibrillärmasse. Sie zeigt eine radiäre Struktur und ist von zwei dünnen dunkleren Zonen begrenzt. Die vordere Linse *M* hat eine homogene Struktur, d. h. sie läßt keine Schichten unterscheiden. Die Fasern durchlaufen ununterbrochen die beiden Linsen und gehen in die Bündel, welche in den Protocerebralloben enden.

Die innere Fibrillärmasse zeigt interessante Beziehungen zu den Protocerebralloben. Viallanes hat zwei, Cucatti und Kenyon mehrere Bündel beschrieben. Man könnte aber die Fasern in zwei große Bündel gruppieren. Man unterscheidet ein großes Bündel (Fig. 34 *Vb*) der vorderen Linse *M* und ein anderes Bündel *(Hb)*, welches zwischen den beiden Linsen aus den Tangentialfasern hervorgeht.

Das vordere Bündel *(Vb)* [1]) verzweigt sich gleich nach dem Austritt aus der vorderen Linse *M* in mehrere kleine Bündelchen. Ein Teil dieser Bündelchen richtet sich schräg nach unten in den „optischen Kern" (tubercule optique von Viallanes, Fig. 17 *OK*); die anderen dringen in die Protocerebralloben, wo die Fasern sich kreuzen und dann sich in allen Richtungen zersplittern (vorzugsweise in die Becher und die Antennalbündel).

Das hintere Bündel [2]) (Fig. 34 *Hb*) stellt die Fortsetzung der tangentialen Fasern zwischen den beiden fibrillären Linsen dar. Die beiden Bündel, das vordere und das hintere *(Vb* u. *Hb)*, sind bei dem ausgebildeten Tiere so stark entwickelt, daß sie eine einzige Masse zu bilden scheinen.

Die Fasern, welche von der inneren Fibrillärmasse in die Protocerebralloben gelangen, überkreuzen sich vielfach, und insofern

---

1) Dies entspricht teilweise dem „faisceau inféro-antérieur" von Viallanes, oder dem „Anterior optic Tract" Kenyons.

2) Dies entspricht dem „faisceau inféro-postérieur" von Viallanes, oder den „Posterior optic Tracts" Kenyons.

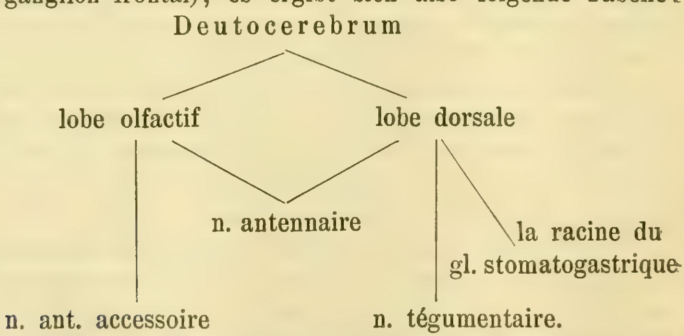
kann man von einer dritten Kreuzung sprechen (Fig. 20, *IKr.*), welche ich die innere Protocerebralkreuzung nennen will.

Versuchen wir jetzt eine Vergleichung der Verhältnisse des Lobus opticus der Insekten bei den Puppen (Fig. 34) mit dem der Crustaceen nach Parker (Textfig. 11), so können wir wohl annehmen, daß die äußere Fibrillärmasse dem „First optic Ganglion", die äußere Kreuzung *(AKr)* der „First Decussation"; die mittlere Fibrillärmasse *(MFm)* dem „Second optic Ganglion" und die mittlere Kreuzung *(MKr)* der „Second Decussation" entsprechen. Weiter ist die Homologisierung ziemlich schwer. Wir können die Hypothese aufstellen, daß die hintere Linse *(M')* der inneren Fibrillärmasse dem „Third optic Ganglion" entspricht, die innere Linse *(M)* aber dem „Fourth optic Ganglion". Dieses ist bei den Crustaceen weiter von der hinteren Linse (Third optic Ganglion) entfernt und zwischen den beiden Linsen bildet sich dann eine „Third Decussation".

Deutocerebrum.

Der Ursprung der Kopfnerven.

Historisches. Viallanes beschreibt unter „Deutocerebrum" die Antennenanschwellungen. Er unterscheidet einen „lobe olfactif" und einen „lobe dorsal". Nach Viallanes entspringen vier Paar Nerven aus dem Deutocerebrum: 1) ein „nerf antennaire" mit zwei Wurzeln, 2) ein „nerf antennaire accéssoire", 3) ein „nerf tégumentaire", 4) die Wurzel des Frontalganglionnerven (les nerfs du ganglion frontal); es ergibt sich also folgende Tabelle:



Kenyon (1896) beschreibt den Lobus olfactorius als „antennal morula", welche durch drei „antenno-cerebral Tracts" mit dem Protocerebrum in Verbindung steht. Er unterscheidet nur einen

„antenno-sensory nerve“ und zwei „antenno-motor nerves“. Nach Kenyon geht also in die Antenne nur ein großer „antennal nerve“. Diese Angabe, welche auch von Haller (1904) gemacht wurde, ist von Janet (1905) bei Ameisen insofern korrigiert worden, als zwei große sensible Antennalnerven existieren, was ich auch bei den Bienen nachweisen konnte.

Nach Janet gehört das Deutocerebrum zu dem antennalen Somit. Die Nerven des Deutocerebrums sind nach diesem Verfasser bei den Ameisen folgende:

1) ein kleiner motorischer Nerv des Basalglieds der Antenne,

2) ein kleiner motorischer Nerv für die Muskel der Antennalsegmente,

3) ein großer sensibler Nervus olfactorius

4) ein großer sensibler Nerv, dessen Funktion noch nicht festgestellt ist (wahrscheinlich Gehörfunktion),

5) ein „nerf chordotonal antennaire“ von dem vorgenannten Nerven (4) entspringend. —

Das Deutocerebrum der Bienen — und so muß es im allgemeinen bei allen Insekten sein — besteht aus den Antennenanschwellungen und den motorischen Nerven der Antenne. Wie Viallanes bei Orthopteren (1887) richtig gefunden hat, unterscheidet man auch hier in den Antennenanschwellungen der Bienen eine vordere oder ventrale Masse — den eigentlichen „Lobus olfactorius“ — welcher durch einen Stiel mit einer hinteren oder „dorsalen Masse“ verbunden ist. Ein Horizontalschnitt durch das Deutocerebrum einer Arbeitsbiene (Fig. 45) stellt diese zwei Teile deutlich dar.

Die dorsale Masse enthält die verschiedenen Faserbündel, welche den Lobus olfactorius mit dem Protocerebrum verbinden. Dem Protocerebrum gehören also an:

1) Lobus olfactorius mit einer dorsalen Fasermasse,

2) zwei dicke sensible Antennalnerven,

3) zwei dünne motorische Nerven für die Muskeln der Antennalsegmente,

4) ein dünner motorischer Nerv des Basalglieds der Antenne.

Ein „nerf chordotonal“ habe ich bei der Biene nicht gefunden.

Die beiden Antennalnerven verzweigen sich in den Lobus olfactorius, welcher das sensorische Gebiet des Deutocerebrums bildet. Die anderen Nerven nehmen ihren Ursprung neben der dorsalen Masse des Lobus olfactorius. Wie wir weiter sehen werden, findet man in dieser Gegend große motorische Zellen,

von welchen die oben erwähnten motorischen Nerven ausgehen. Wir können dies folgendermaßen darstellen:

Deutocerebrum

Lobus olfactorius (sensorisches Gebiet)	die dorsale Masse (zum Teil motorisch).
1) Der obere Antennalnerv I.	1) Zwei motorische Nerven der Antennalsegmente.
2) Der untere Antennalnerv II.	2) Ein motorischer Nerv des Basalglieds der Antenne.

Lobus olfactorius.

Der Lobus olfactorius der Bienen hat die Form einer Kugel von fibrillärer Substanz, welche durch einen Stiel und eine von Fasern gebildete dorsale Masse mit dem Protocerebrum verbunden ist. Man unterscheidet die aus Ganglienzellen bestehende Rinde und die Fibrillärmasse. Die letztere besteht aus einem kortikalen oder peripheren Teil, in welchem die sogenannten Glomerulen (Endbäumchen) liegen, und einem zentralen Teil, der von einer blassen und homogenen Fibrillärmasse gebildet wird. Die Anordnung der Glomerulen an der Peripherie gibt der Kugel das Aussehen einer Morula. Der Ausdruck Kenyons „antennal morula" ist nur teilweise richtig (bei der Arbeitsbiene), weil die Anordnung und die Zahl der Glomerulen nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei verschiedenen Formen derselben Art veränderlich ist. So erreicht bei der Arbeitsbiene die Zahl der Glomerulen das Maximum, während sie bei den Drohnen viel geringer ist. Ebenso findet man sie größer bei dem ausgebildeten Tiere als bei der Puppe. Die Schicht von Ganglienzellen, welche den Lobus olfactorius umgibt und bei den Puppen ihn allseitig einhüllt, ist beim ausgebildeten Tier in mehrere Zellgruppen geteilt. Man bemerkt eine große Zellgruppe auf der äußeren Seite (Fig. 45 *b*) und eine kleinere auf der inneren und oberen Seite des Lobus *(a)*. Die letztere ist bei dem ausgebildeten Tiere (Textfig. 8 A, B) wegen der Entwickelung der Fasermasse an der medialen Seite nach hinten geschoben, so daß die Fasermasse das Neurilemm berührt. Somit entspricht die Anordnung der Ganglienzellen einer Puppe der Bienen dem, was Haller bei Blatta gefunden hat.

Was die Natur dieser Zellen betrifft, bin ich der Meinung Kenyons, welcher sie nur als Verbindungselemente (connecting

fibers) betrachtete. Es gibt keinen Grund, in dieser Schicht auch motorische Elemente anzunehmen, da das motorische Gebiet an den Seiten der dorsalen Masse liegt (vergl. p. 160).

Der größte Teil der Glomerulen liegt auf der medialen, der oberen und der unteren Seite des Lobus olfactorius. Das zeigen die Frontalschnitte (Fig. 17). Auffallend ist die Konzentration der Glomerulen auf der oberen und unteren Seite des Lobus. In den nach der Imprägnationsmethode behandelten Präparate sind diese zwei letztgenannten Bereiche stärker schwarz gefärbt. Verfolgen wir die Sagittalschnitte (Fig. 37, 38, 39), so bemerken wir, daß in diesen Bezirken der gehäuften Glomerulen die beiden Antennalnerven enden — eine Tatsache von großer theoretischer Wichtigkeit. Die Antenne hat einen oberen und einen unteren sensiblen Nerv, der erstere endet an der oberen Seite des Lobus, der letztere an der unteren (Fig. 39).

Die Antennalnerven.

Vor allen Dingen muß ich bemerken, daß die Ergebnisse der Autoren über die Antennalnerven sehr mangelhaft sind. VIALLANES beschreibt bei Vespa (1886) und ebenso bei Orthopteren (1887) einen Antennalnerv mit zwei Wurzeln (einer vorderen und einer hinteren); die vordere Wurzel kommt aus dem Lobus olfactorius, die hintere aus der Dorsalmasse. In der Tat entspricht aber, wenn wir die Bilder von VIALLANES vergleichen, die hintere dieser Wurzeln unserem motorischen Antennalnerv (für die Segmente der Antenne), so daß nach seiner Beschreibung für den Lobus olfactorius der Wespen und Orthopteren nur eine Wurzel des Antennalnerven übrig bleibt.

KENYON unterscheidet ebenfalls nur einen großen Antennalnerv (The large antennal nerve), welcher in einen „antenno-sensory“ und einen „antenno-motor-externus“ differenziert ist. Während der erste aus dem Lobus olfactorius entspringt, ist die Wurzel des letzten außerhalb des Lobus gelegen. Mit anderen Worten, KENYON unterscheidet in dem Lobus olfactorius nicht zwei, sondern nur eine sensorische Wurzel eines einzigen „antenno-sensory nerve“.

JANET aber unterscheidet (in seinen neuesten Arbeiten, 1905) in der Antenne der Ameise zwei große sensible Nerven, wie ich bereits im historischen Teil dargelegt habe. Die Angaben von JANET stimmen im allgemeinen mit meinen Ergebnissen überein.

Der Verfasser hat aber über die Wurzeln dieser Nerven nichts Genaueres angegeben.

Ich finde in der Antenne der Bienen zwei dicke, vollständig individualisierte Nerven, welche ich in den Längsschnitten wie auch in den Querschnitten der Antenne verfolgt habe: einen Nervus antennalis superior (Textfig. 12 oder Fig. 6, 39 *N.a.s*) und einen Nervus antennalis inferior (Fig. 6, 39 *N.a.i*).

Im Querschnitt zeigen die Nerven einen runden scharfen Umriß (Taf. 10, Fig. 6) und jeder ist mit einer Neurilemmhülle bekleidet. Zwei zwischen den beiden Nerven auf den Seiten gelegene Tracheenstämme (Fig. 6 *Tr*) begleiten sie auf ihrem ganzen Verlauf. Die Nerven sind gleich entwickelt, d. h. sie besitzen dieselbe Größe und Dicke, wie die Querschnitte zeigen (Fig. 6).

Der obere Antennalnerv (Nervus antennalis superior, Fig. 39, 6 *N.a.s*) enthält sensible Fasern, welche von der oberen Seite der Antenne kommen. Er läuft nach innen, dringt in den Lobus olfactorius noch individualisiert ein und bildet hier eine dicke Wurzel *(W)* an dem oberen Teil der Antennalmorula, wo die Fasern in den Glomerulen enden. Wir können damit feststellen, daß der obere Antennalnerv sich nicht diffus in den Lobus olfactorius verästelt, wie man früher dachte, sondern eine eigene, in dem oberen Teil der Antennalmorula lokalisierte Wurzel besitzt.

Der untere Antennalnerv (Nervus antennalis inferior, Fig. 6, 39 *N.a.i*) läuft parallel mit dem ersten bereits erwähnten Nerv in die Antenne bis in den Eintrittspunkt in den Lobus olfactorius. Seine Wurzel richtet sich nach der unteren Seite der Antennalmorula, wo die Fasern in die Glomerulen gelangen. Ein Sagittalschnitt durch den Lobus olfactorius einer Puppe (Fig. 39) zeigt deutlich die Wurzel des unteren Antennalnerven, welche in dem unteren Gebiet der Antennalmorula liegt. Die beiden Wurzeln der Antennalnerven dringen also dicht nebeneinander an der vorderen Seite in die Antennalmorula ein und weichen dann gleich auseinander, die eine nach oben, die andere nach unten.

Es blieb mir nur ein unklarer Punkt; ich konnte nämlich nicht mit Sicherheit feststellen, ob ein Teil der Nervenfasern der beiden Antennalnerven an dem Eintrittspunkt in die Antennalmorula sich kreuzt. Bei dem ausgebildeten Tiere und besonders bei der Arbeitsbiene sind die Glomerulen so stark entwickelt und die Wurzeln sind so dick geworden, daß die Trennung in zwei Gebiete nicht mehr deutlich zu erkennen ist.

Hinsichtlich der feineren Struktur des Lobus olfactorius will

ich nur bemerken, daß Kenyon (1896) mit der Ansicht Cuccatis (1888) über die Maschenstruktur der Glomerulen nicht übereinstimmt; Kenyon behauptet die Kontiguität der sensiblen Fasern mit den anderen Arten von Fasern, welche in den Glomerulen zusammentreten. Der größte Teil der blassen Fibrillärmasse, welcher in der Mitte der Antennalmorula liegt, scheint von der äußeren Zellschicht des Lobus olfactorius auszugehen. Obgleich ich an der unteren Seite des Lobus noch große Ganglienzellen gefunden habe, bin ich der Meinung Kenyons, daß die Zellen, welche den Lobus olfactorius umgeben, nur Verbindungselemente sind. Sie senden einen Dendriten in die Glomerulen und der Neurit führt den Reiz in das Protocerebrum weiter. So entsteht aus den Fortsätzen dieser Zellen der Stiel und die ganze Dorsalmasse des Lobus olfactorius.

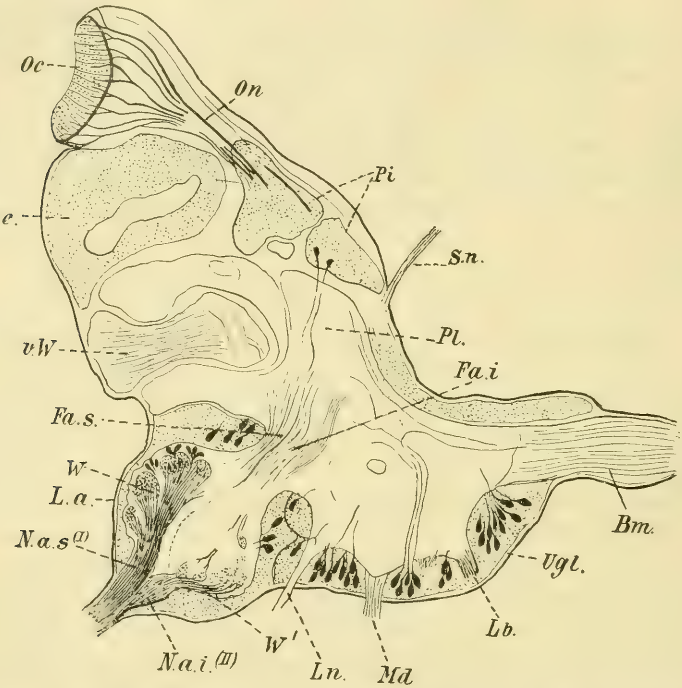
Die Verbindung des Lobus olfactorius mit dem Protocerebrum.

Bellonci (1882) hat das erste Mal das „Olfactorius-Opticus“-Bündel bei Gryllotalpa beschrieben, dessen physiologische Bedeutung eine sehr wichtige ist. Cuccati (1888) beschreibt dasselbe Bündel bei Somomya. Ebenso Viallanes (1886—1887) bei Wespen und Orthopteren.

Nach der Angabe dieser Autoren entspringt das Bündel aus dem Antennalganglion, richtet sich nach oben und sendet im weiteren Verlauf seines Weges Fasern in den Lobus opticus und das Protocerebrum. Der „faisceau optico-olfactif“ von Viallanes entspringt aus den Bechern, steigt nach unten, hinter den Zentralkörper herab und zerteilt sich gleich in drei Bündelchen: 1) in die Antenne, 2) in ein Querbündel für die andere Seite des Gehirns, 3) in ein Bündel für den Zentralkörper. Dieselbe Beschreibung ist auch von Berlese (1907) gegeben. Ein Teil dieses Bündels ist von Haller (1904) als „Funiculus optico-antennalis“ abgebildet und beschrieben.

Kenyon (1896) hat zuerst die Verbindungen des Lobus antennalis mit dem Protocerebrum mittels der Chromsilbermethode ausführlicher festgestellt. Er unterscheidet sogar drei Antenno-cerebral-Bündel: das innere (The inner antenno-cerebral Tract) entspricht zum Teil dem bereits oben genannten Olfactorius opticus und geht aus den Zellen, welche die Antennalmorula umgeben, hervor. Das mittlere (The middle antenno-cerebral Tract) ist ein

Zweig des ersten. Das äußere (The outer a. c. T.), viel länger als die anderen, entspringt aus den auf der oberen Seite der Antennalmorula gelegenen Zellen und richtet sich nach oben in die Stämme und Becher. Eine Verbindung dieser Bündel mit dem Lobus opticus ist nach KENYON — wie seine Bilder nachweisen — nicht vorhanden.



Textfig. 12. Ein Sagittalschnitt des Gehirns der Drohne. Projektionsapparat, Vergr. 100. *Oc* Ocell, *On* Ocellarnerv, *c.p.e* hinterer äußerer Becher, *P.i* Pars intercerebralis, *Sn* Speicheldrüsennerv, *v.W* vordere Wurzel, *Pl* Protocerebralloben, *F.a.s* Funiculus antennalis superior, *F.a.i.* Funiculus antennalis inferior, *W* Wurzel des *N.a.s*, *L.a* Lobus antennalis, *N.a.s.I* Nervus antennalis superior I, *N.a.i.II* Nervus antennalis inferior II, *W'* Wurzel des *N.a.i*, *Ln* Labralnerv, *Md*, *Lb* Mandibular-, Labialnerv, *Ugl* Unterschlundganglion, *Bm* Bauchmark.

Ich unterscheide nur zwei große Bündel, welche die Antennalmorula mit dem Protocerebrum verbinden, und zwar einen Funiculus antennalis superior (Fig. 38 *F.a.s*) und einen Funiculus antennalis inferior (Fig. 38 *F.a.i*).

Der Funiculus antennalis superior oder das obere Antennalbündel entspricht größtenteils dem „Fasciculus olfactorius-opticus" der Autoren. Ich will es hier topographisch ausführlicher beschreiben.

Das Bündel entspringt aus den Zellen, welche das obere Gebiet

des Antennalganglions bilden. Ich habe Zellen von diesem Bereich gesehen, deren Stammfortsätze zwischen den Glomerulen in die mittlere Fibrillärmasche der Antennalmorula eindringen. Seitenzweige dieser Fortsätze verästeln sich in die Glomerulen und die Neurite laufen weiter, um das obere Bündel herzustellen.

Das Bündel zieht eine kurze Strecke rückwärts (Fig. 13, 20 *F.a.s*, im Querschnitt gesehen), richtet sich nach oben und verästelt sich gleich in dem Punkt α (Fig. 22) in mehrere Bündelchen. In den Frontalschnitten ist das ganze Bündel leicht zu untersuchen. Während in den Sagittalschnitten das Bündel über dem unteren liegt (Fig. 38), zeigt dasselbe in den Frontalschnitten eine etwas nach innen medianwärts gelegene Lage (Fig. 13, 20). In den Schnitten (Fig. 13) hat das Bündel seine Lage zwischen den motorischen Zellgruppen des Frontalganglionnerven *(m.Fr.g)* und dem unteren Bündel *(F.a.i)*. Im folgenden Schnitte (Fig. 20, 21) sieht man das Bündel *(F.a.s)* wieder im Querschnitt und vollständig individualisiert. Es liegt zwischen dem Funiculus antennalis inferior *(F.a.i)* und der sensiblen Wurzel des Labrofrontalnerven *(LfrN)*.

Der Schnitt (Fig. 22) zeigt, daß das Bündel sich in dem Punkte α in drei neue Bündelchen verzweigt. Das äußere *(Foa)* richtet sich auswärts und ist leicht in dem Schnitte (Fig. 22, 29) zu erkennen. Dies ist ein wichtiges Bündelchen, das in den Lobus opticus geht, und deshalb nenne ich es den Opticus-antennalis-Zweig des oberen Bündels. Die Fasern verästeln sich nicht nur in die innere Fibrillärmasse des Lobus opticus, sondern auch direkt in die mittlere Fibrillärmasse (Fig. 27).

Das mittlere Bündelchen *(mf)* ist in einem Schnitte weiter rückwärts bemerkbar (Fig. 29 *mf*). Es nimmt einen verhältnismäßig geraden Verlauf nach oben. Es sendet Fasern in die Stämme der Becher und tritt auch mit einem Faserbündel von einer Zellgruppe der „Pars intercerebralis“ in Verbindung (Textfigur 12). Es tritt somit das Bündel mittels der Ocellarnervenbrücke *(Br)* mit den Fasern der Ocellarnerven in Beziehung.

Das innere Bündelchen (Fig. 31 *if*) ist viel dünner und noch weiter rückwärts sichtbar. Es besteht aus einer geringen Zahl von Fasern, welche von dem Punkte α nach innen medianwärts einen Bogen beschreiben und sich in die andere Hälfte des Gehirns begeben, wo sie größtenteils in den Lobus opticus der anderen Seite eintreten.

Das größte aller drei ist das äußere oder das optische Bün-

delchen. Daraus folgt, daß die physiologischen Beziehungen zwischen dem Antennalgebiet und dem Lobus opticus als sehr wichtig zu betrachten sind. Da der sensible Antennalnerv I wahrscheinlich Geruchsreize leitet, so haben wir eine Verbindung von Geruchsempfindungen mit Gesichtsempfindungen. In diesem Sinne sprechen die Autoren (Bellonci und Viallanes) von einem Tractus olfactorius opticus.

Das untere Bündel, welches ich „Funiculus antennalis inferior" nannte, liegt unter dem oberen bereits erwähnten Bündel, wie die Sagittalschnitte zeigen (Fig. 38), und etwas nach außen die Frontalschnitte (Fig. 13, 20 *Fai*); dieses Bündel ist bedeutend dicker und größer als das erste. Als seinen Ursprung betrachte ich die große Ganglienzellschicht, welche die Antennalmorula auf der äußeren Seite umkleidet.

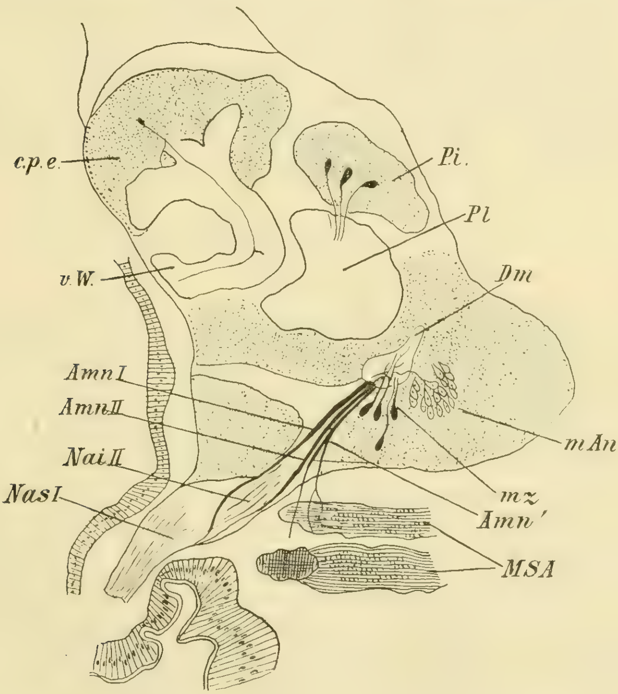
Wie schon erwähnt, schicken die Zellen die Stammfortsätze zwischen die Glomerulen; ihre Dendriten treten in der unteren Wurzel *(W')* mit den sensiblen Fasern des Nervus antennalis inferior in Beziehung. Die Neuriten verlaufen weiter durch die mittlere maschenförmige Fibrillärmasse. Nachdem sie als Fasciculus antennalis inferior einen großen Bogen nach oben in die Protocerebralloben gemacht haben, gehen sie unmittelbar in die Becher der pilzhutförmigen Körper, wo die Fasern sich zersplittern. Es ist mir gelungen, den ganzen Verlauf dieses Bündels in den Sagittalschnitten von der Antennalmorula bis in die Becher zu verfolgen; nur ein Teil des Bündels bleibt in den Protocerebralloben und steht hier mit Fasern der inneren Fibrillärmasse des Lobus opticus in Beziehung. Ein kleiner Teil der Fasern läßt sich auch in das Ventrocerebrum verfolgen.

Die motorischen Antennalnerven.

Die motorische Zellgruppe dieser Nerven liegt an den Seiten der Dorsalmasse hinter dem Lobus olfactorius (Fig. 13 *Amn*). Wie schon erwähnt, beschreibt Janet zwei motorische Antennalnerven bei der Ameise: der eine geht zu den Muskeln der Antennalsegmente, der andere zu den Muskeln des Basalgliedes der Antenne. Ich finde bei den Bienen (Textfig. 13) zwei deutliche Wurzeln der motorischen Nerven, welche von dem Bereich der Dorsalmasse ihren Ursprung nehmen. Die lateral liegenden motorischen Zellen senden die Stammfortsätze in die Dorsalmasse;

die Dendriten verzweigen sich hier, aber die Neuriten ziehen nach außen und bilden unmittelbar die beiden motorischen Wurzeln (Fig. 13 *Amn*). Diese laufen eine kurze Strecke nebeneinander, alsdann weichen sie auseinander und verästeln sich gleich in zwei dünne motorische Nerven.

Janet erwähnte einen dünnen Nerv für die Segmente der Antenne, der selbständig und individualisiert die ganze Antenne durchläuft. Ich finde aber — in einem Sagittalschnitt bei der



Textfig. 13. Sagittalschnitt des Gehirns der Drohne (vergl. Textfig. 12). Der Ursprung der motorischen Antennalnerven. *AmnI*, *AmnII* motorische Antennalnerven, *NasI*, *NaiII* sensible Antennalnerven, *Amn'* motorische Antennalnerven des Basalgliedes der Antenne, *MSA* Musculi scapulae antennae.

Drohne (Textfig. 13) — daß die vordere Wurzel nicht als ein einheitlicher motorischer Nerv in die Antenne zieht, sondern sich sogleich gabelt. Die beiden Aeste begeben sich in die Antenne, und zwar je einer in einen der beiden Antennalnerven I und II. Wahrscheinlich verflechten sich ihre Fasern hier mit denen der sensiblen Antennalnerven, so daß man sie nicht weiter verfolgen kann. Ich bin auf diesen Gedanken gekommen, weil ich in allen

Quer- und Längsschnitten der Antennen diese beiden motorischen Nerven nicht unterscheiden konnte. Daraus folgt, daß die Antennalnerven I und II auch motorische Fasern enthalten, welche die Muskeln der Antennalsegmente innervieren.

Interessant finde ich die Tatsache, daß jedem Antennalnerven eine deutliche motorische Wurzel zugehört.

Die zweite Wurzel liegt hinter und dicht neben der anderen bereits beschriebenen *(Amn')*; sie gabelt sich ebenfalls in zwei dünne Nerven; diese treten aus dem Gehirne heraus und gehen an die Muskeln des Basalglieds der Antenne (Textfig. 13). Diese Muskeln liegen in der Höhlung des Tentoriums und dienen als Abduktor und Adduktor der Antenne. Ich habe einen von diesen beiden Nerven — in einem Frontalschnitt (Fig. 18 *Amn'*) — bis zu den Muskeln vollständig verfolgt.

Der Labrofrontalnerv

(Fig. 37 *Lfrn*).

Dieser Nerv besteht eigentlich aus zwei Nerven: dem Frontalganglionnerv[1]) und dem eigentlichen Labralnerv; beide besitzen aber eine einzige Wurzel. Sie vereinigen sich an dem Eintrittspunkt ins Gehirn und dringen — ohne einen Tritocerebrallobus bei den Bienen zu bilden — in das Gehirn ein. Die beiden Nerven innervieren nach Janet (1905) die verschiedenen Teile, welche aus demselben Kopfsegment entstehen, wie das Labrum und die Muskeln des oberen Teils des Schlundes.

Der Labrofrontalnerv entspricht dem Tritocerebralnerv von Viallanes. Interessant ist zu bemerken, daß dieser Nerv bei den Bienen keinen Lobus äußerlich bildet, so wie Viallanes bei Orthopteren einen solchen gefunden hat. Der Labrofrontalnerv enthält sensible und motorische Fasern. Die Wurzeln gehen aus dem Protocerebrum hervor, und zwar ziehen Fasern, welche dann in den Frontalganglionnerven gehen, unter der Deutocerebralkommissur hinweg (Fig. 20). Der größte Teil der Fasern aber kommt aus den Fasern der Deutocerebralkommissur und des Fasciculus antennalis superior. Die beiden verschmolzenen Wurzeln begeben sich nach unten und gabeln sich vor dem Ausgang aus

---

1) Das Frontalganglion, welches bei anderen Insekten schon durch Leydig, Janet, Bordas u. a. bekannt wurde, ist ein unpaares Ganglion, welches oberhalb des Schlundes liegt und zum Eingeweidenervensystem gehört. Vom Frontalganglion gehen Nerven an die Muskulatur des Schlundes.

dem Gehirne in eine Wurzel des Frontalganglionnerven (Fig. 13 *NFr.g*), welche verhältnismäßig dünn bleibt, und in eine sensible Wurzel des Labralnerven (Fig. 37), welche viel dicker und etwas hinter der oberen Wurzel aus dem Gehirne heraustritt, nachdem sie eine sogenannte Tritocerebral-Unterschlundkommissur gebildet hat (Fig. 29 *Tr.uc*).

Die motorischen Zellgruppen des Labrofrontalnerven sind sehr deutlich lokalisiert. Die motorische Zellgruppe des Frontalganglionnerven liegt — wie die Bilder zeigen — (Taf. 11, Fig. 13 *m.Fr.g*) hinter dem Deutocerebrum zwischen dem Neurilemm des Gehirns und dem Fasciculus antennalis superior, oberhalb der motorischen Zellgruppe des Labralnerven. Die genannte Zellgruppe *(m.Fr.g)* — von VIALLANES bei Orthopteren gefunden — besteht bei den Bienen aus großen, deutlich unterscheidbaren motorischen Zellen (siehe auch Fig. 45). Etwas nach unten liegt die motorische Zellgruppe des Labralnerven (Taf. 11, Fig. 13 *m.Ln*). Diese ist mit der oben erwähnten *(m.Fr.g)* durch eine kleine Brücke von Ganglienzellen verbunden.

Aus der Beschreibung dieses Nerven geht hervor, daß er hinter dem Deutocerebrum liegt, weshalb ihn VIALLANES als Tritocerebralnerv bezeichnet hat. Weil er aber — wie JANET behauptet — dem Protocerebralsegmente zugehörige Organe (Labrum und die oberen Muskeln des Schlundes) innerviert, ist er von diesem Verfasser als Protocerebralnerv beschrieben worden. Der Nerv ist bei allen drei Formen der Bienen ziemlich gleich entwickelt.

Abgesehen von seinem Ursprung und seiner Beziehung zu den Segmenten könnte man ihn nach den Sagittalschnitten (Fig. 37) zu dem Unterschlundganglion rechnen. Das ist besonders deutlich bei den Bienen, bei welchen Tritocerebralloben als selbständige Teile nicht existieren. Außerdem zeigt die Wurzel des Labrofrontalnerven einen engen Zusammenhang mit dem Unterschlundganglion (Fig. 37).

Der Tritocerebralnerv von JANET.

HALLER (1904) sieht, wie bekannt, den inneren motorischen Nerv der Antenne als Tritocerebralnerv an. JANET (1905) aber hat eine andere Meinung, indem er bei den Ameisen den Nerv, welcher den Musculus dilatator inferior pharyngis innerviert, als Tritocerebralnerv bezeichnet hat, weil er hinter dem Labralnerv liegt. Obgleich dieser Nerv unpaar ist, besitzt er aber zwei

Wurzeln, deren Ursprung von Janet nicht untersucht ist. Ich habe bei dieser Gelegenheit den Ursprung festgestellt.

Bei den Bienen konnte ich diesen Nerven in den Frontalschnitten verfolgen (Taf. 14, Fig. 40—44). Der Schnitt (Fig. 41) zeigt die beiden Labralganglien *(Lgl)*, welche auf den Seiten und etwas nach oben eine eigentümliche Anschwellung aufweisen. In der Gegend dieser Anschwellung findet man den Tritocerebralnerv von Janet (Fig. 41 *Tr.n*), und zwar ist er in mehreren Schnitten sichtbar (Fig. 41, 42).

Die motorische Zellgruppe (Fig. 40 *m.Tr.n*) liegt auf den Seiten der oben erwähnten Anschwellung des Labralganglions. Die motorischen Fasern laufen durch diese Anschwellungen hindurch und begeben sich dann in die Wurzeln des Tritocerebralnerven, welche den Musculus dilatator inferior pharyngis (Fig. 41 *D.i.ph*) innervieren. In der Nähe der Austrittsstelle aus dem Gehirn gehen Fasern nach höher gelegenen Teilen des Gehirns ab, welche ich als die Dendriten dieser motorischen Fasern auffasse.

Ich betrachte als Tritocerebrum die oberhalb und etwas hinter dem Labralganglion gelegene kleine fibrilläre Masse (Fig. 41 *Trl*). Diese weist aber enge Beziehungen sowohl mit den Anschwellungen der Labralganglien als auch mit den Fasern der Protocerebralkonnektiven auf. Man könnte ebensogut annehmen, daß die obere Anschwellung der Labralganglien das Tritocerebrum von Janet ist. Das wäre aber nur eine Wahrscheinlichkeit, denn scharfe Grenzen für ein Tritocerebrum kann man hier nicht feststellen.

Das Unterschlundganglion

(Ventrocerebrum, Kenyon 1896).

Die innere Topographie des Unterschlundganglions ist seit Binet (1894) ziemlich bekannt, aber nicht ganz zutreffend beschrieben. Es bildet eine einzige Masse, welche im wesentlichen drei verschiedene zusammengeschmolzene Ganglien darstellt, und zwar von vorn nach hinten gezählt; Mandibular-, Maxillar- und Labialganglion. Die Verschmelzung dieser drei Ganglienmassen ist sehr früh — wie Binet bemerkte — schon in dem Larvalstadium geschehen. Der Mandibularnerv besitzt nach Binet eine doppelte, nur mit motorischen Fasern versehene Wurzel. Dieser Verfasser beschreibt große motorische Zellen auf der dorsalen Seite des entsprechenden Mandibularganglions. Ebenso beschreibt Binet bei den Maxillar- und Labialnerven auch doppelte Wurzeln. Die beiden letztgenannten Nerven besitzen motorische

und sensible Fasern, welch letztere die in den Maxillen und dem Labium gelegenen Geschmacksorgane innervieren.

Die Fibrillärmassen der Unterschlundganglien sind aber nicht vollständig verschmolzen (siehe die Sagittalschnitte Fig. 37, 38). Die Grenzen zwischen den Ganglien sind aber schärfer in den Frontalschnitten. Man bemerkt eine Medianlinie zwischen den beiden Ganglien.

Im Gegensatz zu der Annahme BINETS finde ich die motorischen Zellgruppen des Unterschlundganglions nur auf der Ventralseite gelegen. Die Neurite treten von da ganz deutlich in die Fasermasse des Unterschlundganglions und gehen dann in die drei Nerven (Mandibular-, Maxillar- und Labialnerv); die zugehörigen Dendrite verzweigen sich in der entsprechenden Fasermasse.

Die komplizierte Struktur des Ventrocerebrums bleibt noch zu untersuchen. Hier will ich nur den Ursprung des sogenannten „Salivary nerve“ von KENYON erörtern.

Der Speicheldrüsennerv
(Fig. 43, 44 *Sn*).

Dieser Nerv ist von VIALLANES (1887) als „nerf tégumentaire“ bei den Orthopteren und von KENYON als „Salivary nerve“ bei den Bienen beschrieben.

Der Ursprung dieses Nerven wurde aber von KENYON nicht vollständig verfolgt [1]).

Ich bin der Ansicht von KENYON, der diesen Nerv der Bienen als motorisch ansah. In diesem Falle müssen wir aber annehmen, daß der von VIALLANES bei den Orthopteren gefundene „nerf tégumentaire“ ebenso als ein motorischer Speicheldrüsennerv zu betrachten ist.

Merkwürdigerweise hat JANET diesen Nerven bei der Ameise nicht beschrieben.

Nach KENYON entspringt der Speicheldrüsennerv an den Seiten des Tritocerebrums: dies ist aber nicht richtig. Es ist mir gelungen, in den Frontalschnitten den ganzen Verlauf dieses Nerven zu verfolgen. Die motorische Zellgruppe liegt nicht im Tritocerebrum, sondern auf der Ventralseite des Unterschlundganglions,

---

1) Einen „Nervus tegumentarius“ hat auch BETHE bei Carcinus maenas erwähnt. BETHE findet aber keine motorischen Elemente in diesen Nerven und behauptet, daß er der einzige rein rezeptorische (sensible) Nerv des ganzen Tieres ist.

und zwar zwischen dem Mandibular- und Maxillarganglion (Fig. 43, 44 *m.Sn*). Die motorische Wurzel *(m.W)* dringt nach oben in die Unterschlundganglienmasse ein, zwischen dem Maxillarkonnektiv und dem Maxillarganglion. Nachdem sie Dendrite (Fig. 44 *s.W*) in die Unterschlundganglienmasse, speziell in die Mandibular- und Maxillarkonnektive entsendet hat, geht sie nach oben und etwas schief nach außen durch die Fibrillärmasse der beiden Ganglien und läuft dann weiter als Speicheldrüsennerv hinter der inneren Fibrillärmasse des Lobus opticus. Der Nerv verläßt endlich das Gehirn und verzweigt sich — wie Kenyon schon bemerkte — in die Speicheldrüsen.

Es gibt noch einen Nerv (Fig. 5 *x*) bei den Bienen, dessen Ursprung noch zu untersuchen bleibt. Er entspricht wahrscheinlich dem als „nerf de la glande labiale“ von Janet bei der Ameise beschriebenen Nerven.

Zusammenfassung der Resultate betreffs des Ursprung der Kopfnerven.

Die Verbindung des Lobus opticus mit dem Protocerebrum scheint mir nicht so kompliziert wie die Autoren beschrieben haben. Es existiert in der Tat ein breites Bündel (Fig. 34, welches die mittlere Fibrillärmasse, und zwei andere *(Vb*; *h.b)*, welche die innere Fibrillärmasse mit dem Protocerebrum verbinden. Alle drei Bündel weisen in den Protocerebralloben eine Art Kreuzung auf, welche ich „die innere Kreuzung“ nannte.

Hinsichtlich der histologischen Struktur finde ich (Taf. 13, Fig. 34) die beiden Möglichkeiten, die von Kenyon (1897) bei den Insekten (Textfig. 3) und die von Parker (1897) (Textfig. 11) bei den Crustaceen beschriebene hier realisiert. Besonders die Art und Weise der Verzweigung der Ganglienzellen (Fig. 34 *a*, *a'*, *a''*) ähnelt gewissermaßen der der Crustaceen. Die Abweichung von dieser typischen Struktur ist in der Fig. 34 zu sehen.

Das Deutocerebrum besitzt zwei vollständig individualisierte Antennalnerven *(i.II)*, deren Wurzeln *(W*, *W')* in dem Lobus antennalis endigen. Aus der Dorsalmasse entspringen zwei kleine motorische Nerven für die Segmente der Antenne und ein motorischer Nerv mit zwei Aesten für die Muskeln des Basalgliedes der Antenne.

Die Autoren haben bis jetzt den Antennalnerv als einen mit sensiblen und motorischen Fasern versehenen Nerv, der drei verschiedene Funktionen zu erfüllen hat, beschrieben; er soll der

Tast-, Geruch- und auch nach CHILD der Gehörfunktion dienen. Man kann hier die Frage stellen, wo die Zentren dieser drei Funktionen lokalisiert sind.

Die Aehnlichkeit der Antennalglomerulen mit den olfactiven Glomerulen der Säugetiere (nach BELLONCI und RETZIUS) führt uns zu dem Schluß, daß die Antennalglomerulen der Insekten ebenfalls olfactiv sind. Das hat auch KENYON angenommen. Weil dieser Autor die speziellen Endungen der beiden anderen wichtigen Funktionen, den Tastsinn und das Gehör, nicht unterscheiden konnte, begnügte er sich mit dem theoretischen Schluß, daß in den Glomerulen die Endungen aller Arten von Antennalfasern diffus zusammenträfen.

Ich fand aber zwei distinkte Antennalnerven, deren Wurzeln *(W, W')* sehr deutlich in dem oberen und dem unteren Teil der Antennalmorula lokalisiert sind. Diese dicken Nerven besitzen auch zwei distinkte motorische Wurzeln, und wie ich gezeigt habe, fand ich auch zwei Antennalbündel, welche die entsprechenden Wurzeln *(W, W')* mit dem Protocerebrum verbinden. Es ergeben sich infolge dieser deutlichen Individualisierung zwei Gebiete in der Antennalmorula, welche zwei verschiedene Zentren bilden. Die Experimentalphysiologie hat über die Lokalisierung der Funktionen bis jetzt nichts feststellen können. Vom morphologischen Standpunkte aus aber können wir annehmen, daß sich zwei Zentren in diesen beiden Gebieten der Antennalmorula befinden. Es bleibt nun durch physiologische Experimente festzustellen, ob in der Tat die beiden Gebiete ein und dieselbe oder zwei verschiedene Funktionen zu erfüllen haben.

So haben die zahlreichen biologischen Untersuchungen von v. BUTTEL-REEPEN schon nachgewiesen, daß die Bienen eine sehr gut entwickelte Gehörfunktion besitzen. Man könnte vielleicht annehmen, daß der 1. Antennalnerv die Olfactiv-, der 2. Antennalnerv die Gehörfunktion zu erfüllen hat.

Der Labrofrontalnerv besitzt sensible und motorische Fasern. Die sensiblen Wurzeln treten unmittelbar mit dem Protocerebrum in Verbindung; die motorischen Zellgruppen liegen aber hinter dem Lobus olfactorius.

Der Tritocerebralnerv JANETS *(Tr.n)* entspringt oberhalb und etwas hinter dem Labralganglion. Seine motorische Zellgruppe *(m.Tr.n)* liegt auf den Seiten der Anschwellung *(Tr.a)* des Labralganglions. Man kann die Grenzen eines Tritocerebralloben nicht genau feststellen.

Die Nerven des Unterschlundganglions besitzen motorische

und sensible Fasern, und die motorischen Zellen liegen hauptsächlich auf der Ventralseite.

Der Speicheldrüsennerv (Salivary von Kenron, 1896) ist ein motorischer Nerv, dessen motorische Zellgruppen auf der Ventralseite des Ventrocerebrums liegen *(m.Sn)*, und zwar zwischen dem Mandibular- und Maxillarganglion.

Theoretische Betrachtungen.

Das Gehirn zeigt bei den drei Formen der Bienen bedeutende Unterschiede in der Form und Struktur.

Das Gehirn der Königin ist, seiner äußerlichen Form nach, am kleinsten (vergl. die Bilder Taf. 10, Fig. 1—3). Bei der Arbeiterin ist es erheblich größer. Bei der Drohne, welche bekanntlich einen bedeutend größeren Kopf hat als die weiblichen Tiere, sind zwar die Sehlappen entsprechend der Größe der Augen sehr groß entwickelt, das eigentliche Gehirn aber ist nicht größer als dasjenige der Arbeiterin.

In bezug auf die Teile des Gehirns unterscheide ich konstante und veränderliche Teile. Die Verschiedenheiten betreffen hauptsächlich nur die pilzförmigen Körper, die Antennenanschwellungen und die Sehlappen. Die inneren Fibrillärorgane wie die Protocerebralloben *(Pr.l)*, der Zentralkörper (Fig. 21 *Ck*), die Ocellarglomerulen (Fig. 22 *Ogl*) und die Ocellarnervenbrücke (Fig. 24 *Br*) zeigen im allgemeinen eine konstante Struktur und sind bei den drei Formen nicht merklich verschieden.

Der Sehlappen (Lobus opticus) ist weitaus am größten am Gehirn der Drohne, viel kleiner am Gehirn der Arbeitsbiene und noch etwas kleiner am Gehirn der Königin. Diese verschiedene Größe der Sehlappen entspricht der verschiedenen Größe der Augen. In bezug auf den Bau stimmen die Sehlappen bei den drei Formen in den Grundzügen überein. Wir finden bei allen drei Formen eine äußere, eine mittlere und eine innere Fibrillärmasse und der Verlauf der Fasern, welche diese Fibrillärmassen verbinden, ist auch im wesentlichem derselbe. In bezug auf die innere Fibrillärmasse besteht allerdings ein Unterschied insofern, als bei der Drohne die Masse deutlicher in zwei Linsen getrennt ist (hintere *M'*, vordere *M*) als bei der Königin und Arbeiterin.

Der Lobus opticus der Drohne läßt sich folglich leichter mit dem Lobus opticus der Crustaceen vergleichen, indem bei den Crustaceen vier Fibrillärmassen aufeinander folgen, von welchen die dritte und die vierte der vorderen *(M)* und der hinteren

Linse *(M')* der inneren Fibrillärmasse der Hymenopteren entsprechen. —

In physiologischer Beziehung ist anzunehmen, daß die drei Fasermassen des Lobus opticus zur Verarbeitung der optischen Eindrücke dienen. Dabei ist bemerkenswert, daß die Fasern von der äußeren Fibrillärmasse sämtlich in die mittlere Fibrillärmasse gehen, wobei sich auf Horizontalschnitten eine Kreuzung zeigt. Von der mittleren Fibrillärmasse geht die Hauptmasse der Fasern zu der inneren Fibrillärmasse, wobei man wiederum auf Horizontalschnitten eine Kreuzung bemerkt. Ein Teil der Fasern geht aber direkt in das Protocerebrum in Form des „breiten Bündels", welches oben beschrieben wurde. Von der inneren Fibrillärmasse gehen zwei große Bündel (das vordere und das hintere Bündel) in die Protocerebralloben.

Man wird nicht irre gehen, wenn man die großen Augen der Drohne und die Größe ihres Lobus opticus mit dem Hochzeitsflug in Beziehung bringt. Die Drohne verfolgt die Königin im Fluge, wozu ohne Zweifel ein gutes Sehvermögen nötig ist. Die Königin und die Arbeiterin können ein kleineres Auge haben, da ihnen wenigstens nicht die schwierigste Aufgabe zufällt, ein Insekt im Fluge zu verfolgen. Allerdings ist das Auge der Arbeitsbiene von großer biologischer Bedeutung und Dr. von Buttel-Reepen hat eingehend gezeigt, daß die Arbeitsbiene von optischen Eindrücken vielfach Gebrauch macht, indem sie sich die Lage ihres Stockes einprägt, und die Stelle, an welcher sie Futter gefunden hat, überhaupt die ganze Gegend in dem Maße in Erinnerung behält, daß sie durch optische Eindrücke geleitet, ihren Weg hin und zurück findet[1]). Die Lebensweise der Königin ist viel einfacher, indem sie außer dem Hochzeitsflug überhaupt keine Tätigkeit außerhalb des Stockes auszuüben braucht. Daher ist es begreiflich, daß ihr Auge und ihr Lobus opticus nicht so hoch entwickelt ist wie bei der Arbeiterin.

Was nun die Antennenanschwellungen (das Deutocerebrum) betrifft, so finden wir diese dem Volumen nach bei der Drohne und bei der Arbeiterin ungefähr gleich groß, während sie bei der Königin erheblich kleiner sind. In der inneren Struktur fand ich aber einen bedeutenden Unterschied, insofern dieses Organ bei der Drohne nicht so kompliziert gebaut ist als bei der Arbeiterin.

1) Daß die Farben der Blumen von den Bienen beachtet werden, und daß die Bienen sich des Ortes und der Farben der Blüten erinnern, ist durch mehrere Forscher ganz einwandfrei festgestellt worden (Forel, v. Buttel-Reepen, Detto u. a.).

Die Zahl der Endbäumchen (Glomerulen) ist bei der Drohne erheblich geringer. Es ist also evident, daß die Sinnesfunktion der Antennen bei den Drohnen weniger hoch entwickelt ist als bei der Arbeitsbiene. Welcher Art diese Sinnesfunktion ist, kann deswegen nicht entschieden werden, weil über die Funktion der Sinnesorgane der Antenne verschiedene Meinungen bestehen.

In der Arbeit von O. Schenk, welche im Jahre 1902 im Zoologischen Institut in Jena gemacht wurde, findet man Angaben über die verschiedenen Sinnesorgane der Antenne und über ihre Verteilung auf der Antenne der drei Bienenformen. Schenk fand, daß die plattenförmigen Sinnesorgane („Sensilla placodea") „Porenplatten" oder „Membrankanäle" der Autoren bei den Drohnen überaus zahlreich vorhanden sind; bei der Königin und der Arbeiterin aber weniger zahlreich. Er berechnete die Zahl dieser Organe für die beiden Antennen der Drohne annäherungsweise auf 31 000; für die beiden Antennen der Arbeiterin auf etwa 4000. Diese Sinnesorgane sind von einigen Autoren (vom Rath, Ruhland) mit Wahrscheinlichkeit für Gehörorgane erklärt worden. — Schenk schließt sich dieser Meinung nicht an, und ich halte sie ebenfalls für sehr fraglich, da nicht einzusehen ist, warum die Drohnen ein besseres Gehörvermögen besitzen sollen als die Arbeiterin. Ich schließe mich lieber der Ansicht von Nagel an, daß diese Sinnesorgane dem Geruchsvermögen dienen. Wenn man sich denkt, daß dieselben speziell für die Perzeption des Geschlechtsgeruchs, also hauptsächlich des Geruchs der Königin bestimmt sind, so wird die Tatsache verständlich, daß die Drohne diese Sinnesorgane in so großer Zahl besitzt.

Die Antenne der Drohne enthält außer den eben genannten Sinnesorganen noch eine Anzahl Grubenkegel „Sensilla coeloconica" und einige Forelsche Flaschen „Sensilla ampullacea". Wahrscheinlich dienen diese ebenfalls dem Geruchssinn, sind aber für Gerüche anderer Art bestimmt.

Ich habe bei der Drohne zwei deutlich getrennte sensible Nerven in die Antenne eintreten sehen, welche mit zwei Wurzeln an dem Antennalganglion entspringen. Es ist wahrscheinlich, daß die beiden Wurzeln eine verschiedene Funktion haben. Ich kann aber noch nicht entscheiden, ob die beiden Wurzeln zu verschiedenen Sinnesorganen gehören oder vielleicht nur verschiedenen Seiten der Antenne entsprechen.

Das Geruchsvermögen der Arbeiterin muß mannigfaltiger sein als dasjenige der Drohne. Nicht nur der Geruch der Königin und

überhaupt der Nestgeruch[1]) muß von ihr perzipiert werden, sondern auch der Wachsgeruch, die Blütengerüche und der Honiggeruch, wenngleich die Blüten mehr durch den Gesichtssinn als durch den Geruchssinn aufgefunden werden, wie die Versuche von v. BUTTEL-REEPEN, DETTO u. a. gezeigt haben. Vielleicht kommen für die Arbeiterin auch noch Gerüche der Larven und Puppe in Frage.

Wir müssen also erwarten, daß die Arbeiterin zahlreiche und mannigfaltige Geruchsorgane auf ihren Antennen besitzt. In der Tat ist aus den erwähnten Untersuchungen von SCHENK zu entnehmen, daß die Arbeiterin eine große Zahl von Geruchskegeln „Sensilla basiconica" auf den Antennen trägt, welche bei der Drohne überhaupt fehlen, und daß sie ferner zahlreiche Sinneshaare „Sensilla trichodea" auf den Antennen besitzt, welche bei der Drohne nur spärlich vorhanden sind. Die Arbeiterin ist also durch zwei Arten von Sinnesorganen vor der Drohne bevorzugt. Außerdem besitzt sie Grubenkegel „Sensilla coeloconica" und FORELsche Flaschen „Sensilla ampullacea" in mäßiger Zahl, wie sie auch bei den Drohnen vorkommen. Die Arbeitsbiene besitzt aber die plattenförmigen Sinnesorgane „Sensilla placodea" (Porenplatten) in viel geringerer Zahl als die Drohne, wie schon oben hervorgehoben wurde.

Die Königin verhält sich in bezug auf die Sinnesorgane der Antenne nahezu ebenso wie die Arbeiterin.

Da die Antenne bei der Arbeitsbiene mannigfaltige und biologisch sehr wichtige Organe enthält, finden wir bei ihr auch die Antennenanschwellungen des Gehirns auf der höchsten Stufe der Ausbildung. Die Antennalglomerulen (die Endbäumchen) sind bei der Arbeitsbiene viel zahlreicher als bei der Drohne. Die Königin steht in dieser Hinsicht gewissermaßen in der Mitte und hat also wahrscheinlich im Vergleich zur Arbeitsbiene schon eine Rückbildung erfahren. Ebenso wie bei der Drohne treten auch bei der Arbeitsbiene zwei sensible Wurzeln aus dem Antennalganglion in die Antenne hinein. Jedoch sind die Wurzeln nicht so deutlich getrennt wie bei der Drohne.

Während die Augen und die Antennen bei den drei Formen so große Verschiedenheiten zeigen, scheinen die Ocellen sich bei den drei Formen gleichartig zu verhalten. Die zugehörigen Gehirnteile, die zu den Ocellarnerven gehörigen Faserkerne (Ocellarglomerulen, KENYON) und die mit diesen in Verbindung stehende Ocellarnervenbrücke zeigen bei den drei Formen keine deutlichen Unterschiede.

1) Vgl. darüber die Darlegungen von v. BUTTEL-REEPEN (1900).

Schließlich müssen wir den pilzförmigen Körpern noch ein besonderes Interesse widmen. In ihnen treffen Bahnen aus allen Teilen des Gehirns zusammen. Insbesondere kommen große Faserbündel aus dem Lobus opticus und reichliche Fasern aus den Antennalganglien; auch bestehen Verbindungen mit den Ocellarnerven durch Vermittelung der Ocellarglomerulen und des Zentralkörpers.

Sicherlich sind also die pilzförmigen Körper ein Ort der Verknüpfung der verschiedensten Sinneseindrücke, wahrscheinlich auch der Ort der erworbenen Assoziationen. Insofern könnte man sie als Organe der Intelligenz betrachten, eine Meinung, welche schon von Dujardin (1850) ausgesprochen und späterhin hauptsächlich von Floegel (1878) ausgeführt wurde.

Forel hatte bei der Ameise gefunden, daß die pilzförmigen Körper bei den männlichen Tieren sehr klein seien und brachte diese Tatsache mit der geringeren Intelligenz der Männchen in Zusammenhang. Hinsichtlich der Ameise will ich hier keine bestimmte Meinung aussprechen, da eine diesbezügliche Untersuchung zur Zeit im Zoologischen Institut in Jena ausgeführt wird. Aber hinsichtlich der Bienen kann eine entsprechende Ansicht nicht aufgestellt werden, denn bei der Drohne sind die pilzförmigen Körper recht groß ausgebildet, größer als bei der Königin und kaum kleiner als bei der Arbeitsbiene. Dabei ist allerdings in Betracht zu ziehen, daß der ganze Kopf und das ganze Gehirn der Drohne dem Volumen nach größer ist als bei der Arbeitsbiene, so daß also die pilzförmigen Körper ein relativ kleineren Teil des Gehirns bilden.

Die pilzförmigen Körper der Arbeitsbiene sind bedeutend größer als diejenigen der Königin, und diese Tatsache darf wohl mit den höheren geistigen Fähigkeiten der Arbeitsbiene in Beziehung gesetzt werden. Auch bestehen feinere Unterschiede in bezug auf die Gestalt und die Lage der Becher der pilzförmigen Körper, wie schon in der Tabelle p. 138 gezeigt wurde.

Jedenfalls bestehen Beziehungen zwischen den verschiedenen Instinkten und Tätigkeiten der drei Formen der Bienen einerseits und dem Bau des Gehirns andererseits, wenn wir auch nicht imstande sind, die Bahnen genauer zu bezeichnen, auf welchen die einzelnen Tätigkeiten beruhen. Die Verschiedenheit der Gehirne der Drohne, der Arbeitsbiene und der Königin entspricht offenbar der Verschiedenheit der Fähigkeiten und Tätigkeiten.

Zoologisches Institut Jena, 30. Dezember 1908.

Literaturverzeichnis.

1) Apáthy, S., Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. XII, 1897.
2) Bellonci, Intorno alla struttura e alle connessione dei lobi olfattori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Acad. d. Lincei, T. XIII, 1881—1882, p. 3.
3) Berlepsch, Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben.
4) Berger, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. d. zool. Instit. Wien und Triest, Bd. I, 1878.
5) Binet, Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinale des Insectes. Journ. d'Anat. et Physiol. (Duval), Vol. XXX, 1894.
6) Berlese, A., Gli Insetti, Vol. I, 1905—1908.
7) v. Buttel-Reepen, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900.
8) — Ueber die Bedeutung der Stirnaugen und der Seitenaugen bei der Honigbiene, 1903.
9) — Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903.
10) Brandt, Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenopterous Insects. The Annals and Magazine of Natural History, Vol. XVIII, 4. Serie, 1876.
11) — Eduard, Vergleichend anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren, St. Petersburg 1879.
12) Bethe, Albrecht, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas nebst Angaben . . . . . Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.
13) — Das Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897 und Bd. LI, 1898.
14) — Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. (Aus dem phys. Institut Univ. Straßburg.) Bonn 1897.
15) — Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biolog. Zentralbl., Bd, XXII, 1902, No. 7, 8.
16) — Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? (Aus dem physiol. Institut d. Univers. Straßburg.) Bonn 1898.
17) — Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, 1903.

18) Cuccati, J., Ueber die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLVI, 1888.
19) Cowan, Die Honigbiene, ihre Naturgeschichte. Anat. u. Phys.
20) Cuvier, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 1809.
21) Dathe und v. Buttel-Reepen, Lehrbuch der Bienenzucht, 1892.
22) Detto, Carl, Blütenbiologische Untersuchungen. Sonderabdruck aus „Flora oder Allgem. bot. Zeitung", 1905.
23) Dujardin, Mémoires sur le système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. Nat., 3. Série, Zool., T. XIV, 1850.
24) Dietl, M. J., Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXVII, 1876.
25) Floegel, L. H. J., Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX, 1878.
26) Faivre, Annales des Sc. Natur., Zoologie, T. VIII, 1857.
27) Fabre, Souvenirs entomologiques, Paris 1879.
28) — Nouveaux souvenirs ent., 1882.
29) Forel, A., Les Fourmis de la Suisse, Lyon 1874.
30) — Les sensations des Insectes, Como 1901.
31) Graber, Die Insekten, Bd. II, 1877.
32) Haller, B., Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwick., Bd. LXV, Bonn 1904.
33) Henneguy, F., Les Insectes, Paris 1904.
34) Kenyon, C. F., The brain of the Bee. The Journal of Comparative Neurology, Vol. VI, 1896.
35) — The mearing and structure of the so-called „Mushroom Bodies" of the Hexapod brain. The American Naturalist, Vol. XXX.
36) — The optic lobes of the Bee's brain in the light of recent neurological methods. The American Naturalist, Vol. XXXI, 1897.
37) Krausse, H. A., Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen. Jena (Gustav Fischer) 1907.
38) Leydig, Fr., Vom Bau des tierischen Körpers. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
39) Newton, E. F., On the brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quarterly Journal of micr. Science, Vol. XIX, 1879.
40) Parker, G. H., The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. XII, 1897.
41) Peter, Carl, Die Methoden der Rekonstruktion. Greifswald 1906.
42) Rabl-Rückhard, Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Phys. (Reichert und Du Bois-Reymond), 1875.
43) Retzius, Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen, No. 1, 2, 3, 5, 1890—1895.
44) Röhler, Ernst, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Bd. XXII, 1905, Heft 2.

45) Ruland, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Vol. XLVI, 1888.
46) Saint-Remy, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes tracheates. Arch. de Zool. exp. et gén., 2. Série, T. V, 1890.
47) Schenk, Otto, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb., Bd. XVII, 1902, Heft 3.
48) Schmiedeknecht, Otto, Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena 1907.
49) Swammerdam, Biblia naturae Istoria insectorum, 1737.
50) Treviranus, Biologie, Bd. V, 1818.
51) Viallanes, Le cerveau de la Guêpe (Vespa crabro, V. vulgaris). Ann. d. Sc. Natur., 7. Série, Zoologie, T. I, II, 1886.
52) — Etudes histol. et organol. sur les centres nerveux . . . . . . V Mem.: Le cerveau du Criquet. (Oedipa coerulescens et Caloptenus italicus.) Ann. d. Sc. Nat., 7. Série, Zoologie, T. III, IV, 1887.
53) — Etudes hist. et organol. Ann. d. Sc. Nat., 7. Serie, T. XIV, 1893.
54) Ziegler, H. E., Ueber den Begriff des Instinkts. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1892.
55) — Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Suppl.-Bd. VII der Zool. Jahrbücher, 1904, Festschrift zu Weismanns 75-jähr. Geburtstag.

Erklärung der Tafelfiguren.

Buchstabenerklärung.

Aa Antennenanschwellung
Ab anastomosierendes Bündel
AC vordere Kommissur
AFm äußere Fibrillärmasse
AKr äußere Kreuzung
Amn I, II motorische Antennalnerven
An I, II sensible Antennalnerven
Bb das breite Bündel
Bm Bauchmark
Br Ocellarnervenbrücke
c.e äußere Becher
c.i innere Becher
c.a.i vordere innere Becher
c.p.e hintere äußere Becher
CK Zentralkörper
D.i.ph Musculus dilatator inferior pharyngis
Dc Dorsalkommissur
Dm die Dorsalmasse des Deutocerebrums
F.a.i Funiculus antennalis inferior
F.a.s Funiculus antennalis superior
F.o.a Funiculus opticus antennalis
F.s.a faisceau supéro-antérieur (Viallanes)
F.s.p. faisceau supéro-postérieur (Viallanes)
g Ganglienzellgruppen
Gl Glomeruli (Endbäumchen)
h.B hinteres Bündel der inneren Fibrillärmasse
IFm innere Fibrillärmasse
IKr innere Kreuzung
IW innere Wurzel des pilzförmigen Körpers
Kr.s die Kreuzung der Stiele
L.a Lobus antennalis
Lb Labialnerv
Lfr.n Labrofrontalnerv
Lgl Labralganglion
L.o Lobus opticus
Ln Labralnerv
M Muskel
Mc Mandibularkommissur
Mdgl Mandibularganglion
m.f mittleres Bündelchen des Fun. antennalis superior
m.Frg motorische Zellgruppe des Frontalganglionnerven
m.An motorische Zellgruppe der beiden motorischen Antennalnerven
m.Ln motorische Zellgruppe des Labralnerven
MSn motorische Zellgruppe des Speicheldrüsennerven
m.W motorische Wurzel des Speicheldrüsennerven
MFm mittlere Fibrillärmasse
MKr mittlere Kreuzung (innere Kreuzung der Autoren)
m.Tr.n motorische Zellgruppe des Tritocerebralnerven
N.a.s Nervus antennalis superior
N.a.i Nervus antennalis inferior
N.r Nervus recurrens
NFrg Nerv des Frontalganglions
Ogl Ocellarglomerulen
o.K optische Kerne (les tubercules optiques Viallanes)
o.T oberer Teil des breiten Bündels
Ph Schlund
P.i Pars intercerebralis (Haller)
Pl Protocerebralloben
Sn Speicheldrüsennerv
Sp Spaltungsfurche der Becher
SNbs subretinale Nervenbündelschicht
St Stämme (Stiele) der Becher
T' Ein Zweig des Tentoriums
Te Tentorium

Tr Trachee
Tr.l Tritocerebralganglion
Tr.n Tritocerebralnerv
Tr.uc Tritocerebral-Unterschlundkommissur
Ugl Unterschlundganglion
UT unterer Teil des breiten Bündels
VB Vorderes Bündel der inneren Fibrillärmasse
Ve Verbindungselemente
v.W vordere Wurzel des pilzförmigen Körpers
W oder *WN.a.s* Wurzel des N. ant. sup.
W' oder *W'N.a.i.* Wurzel des N. ant. inf.
WFr.n Wurzel des Frontalganglionnerven
Zc Wandzellen der Becher.

Tafel 10.

Die äußere Form des Gehirns der drei Formen der Bienen nach den Wachsmodellen gezeichnet (Fig. 1, 2, 3, 4). Projektionsapparat. Vergr. 50.

Fig. 1.	Das Gehirn der	Königin	von	vorne	gesehen
Fig. 2.	„ „ „	Drohne	„	„	„
Fig. 3.	„ „ „	Arbeitsbiene	„	„	„
Fig. 4.	„ „ „	„	„	unten	„
Fig. 5.	„ „ „	„	„	der Seite	„

Diese beiden Figuren (4 und 5) zeigen besonders die Lage und den Ursprung der Kopfnerven der Bienen.

Fig. 6. Längsschnitt (A und B) und Querschnitt (C) der Antenne einer Puppe (Drohne). Die Antennalnerven bleiben vollständig individualisiert. Zeichenapparat Abbe.

Fig. 7, 8, 9, 10. Ein pilzförmiger Körper der Drohne, nach dem Wachsmodell gezeichnet.

Fig. 7 von vorn, Fig. 8 von links, Fig. 9 von hinten, Fig. 10 von oben gesehen.

Tafel 11.

Frontalschnitte des Gehirns der Arbeitsbiene (Fig. 11, 12, 13), der Königin (Fig. 14, 15, 16) und der Drohne (Fig. 17, 18, 19).

Von vorn nach hinten aufeinanderfolgende und der Lage nach entsprechende Schnitte.

Alle Bilder der Tafeln 11, 12, 13 sind mit dem Projektionsapparat bei 50-facher Vergrößerung gezeichnet. Stets sind die Fibrillärmassen rot gemalt, die Ganglienzellenmassen blau.

Fig. 11. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene (Puppe) etwas vorne in der Gegend des Lobus antennalis *(L.a)* und der vorderen Wurzel *(v.W)*.

Fig. 12. Ein Frontalschnitt etwas weiter nach hinten, welcher die Kreuzung der Stiele *(Kr.s)* und die Dorsalmasse des Deutocerebrums *(Dm)* trifft.

Fig. 13. Ein Schnitt etwas weiter nach hinten geführt als der in Fig. 12 abgebildete. Man sieht deutlich die pilzförmigen Körper

mit ihren Stämmen *(St)* und Wurzeln *(IW)*, ebenso die direkte Verbindung der mittleren Fibrillärmasse mit den Protocerebralloben *(Pl)* durch *OT* und *UT* des breiten Bündels.

Fig. 14. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Königin (Puppe), entspricht der Fig. 11.

Fig. 15. Ein Schnitt weiter nach hinten als Fig. 14. In diesem Stadium sind die Becher noch nicht gut entwickelt. In dem Lobus antennalis sieht man die beiden Wurzeln der Antennalnerven.

Fig. 16. Mediale Frontalschnitte des Gehirns der Königin hinter dem in der Fig. 15 abgebildeten (entspricht der Fig. 13 der Arbeitsbiene).

Fig. 17. Frontalschnitt des Gehirns der Drohne (Puppe), den Fig. 14 und 11 entsprechend. Hier sieht man die beiden Protocerebralloben *(Pl)* auf der Medianlinie getrennt, und die optischen Kerne *(o.K)*.

Fig. 18. Ein Schnitt weiter hinter dem in der Fig. 17 abgebildeten. In diesem Schnitt sieht man besonders klar die motorischen Antennalnerven *(Amn' 1, 2)*.

Fig. 19. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Drohne hinter dem der Fig. 18 in der Gegend der Kreuzung der Stiele. Hier sind die Becher gleich entwickelt. Das Bild entspricht den Figg. 16 und 13.

Tafel 12.

(Arbeitsbiene: Fig. 20, 21, 22. Königin: Fig. 23, 24, 25. Drohne: Fig. 26, 27, 28.)

Fig. 20. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene, etwas hinter dem in der Fig. 13 abgebildeten. Die Verbindung des Lobus opticus und Lobus antennalis mit den Protocerebralloben.

Fig. 21. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend des Zentralkörpers. Man beachte die drei Fibrillärmassen des Lobus opticus.

Fig. 22. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Ocellarglomerulen *(Og)* und des „Funiculus opticus antennalis“ *(F.o.a)*.

Fig. 23. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Königin hinter dem in der Fig. 16 abgebildeten. Die vorderen inneren Becher sind schon verschwunden. Die Verbindung der inneren Fibrillärmasse durch *VB* und der Antennalloben durch *Dm* mit den Protocerebralloben.

Fig. 24. Ein Schnitt etwas hinter dem oben erwähnten der Fig. 23. Hier sieht man die Ocellarnervenbrücke *(Br)* und die Ocellarglomerulen *(Og)*.

Fig. 25. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Dorsalmasse.

Fig. 26. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Drohne etwas hinter dem in der Fig. 19 abgebildeten. Die vorderen inneren Becher *(c.a.i)* sind nur teilweise, die hinteren äußeren *(c.p.e)* in voller Größe getroffen. Hier sieht man auch die beiden Teile des Zentralkörpers.

Fig. 27. Ein Schnitt hinter dem oben erwähnten, in der Gegend der Ocellarnervenbrücke *(Br)* und der Ocellarglomerulen *(Og)*. Die vorderen inneren Becher sind verschwunden.

Fig. 28. Ein Schnitt hinter dem der Fig. 27. Die drei Fibrillärmassen des Lobus opticus sind hier sehr gut sichtbar.

Tafel 13.

(Ganglienmasse blau, Fibrillärmasse rot.)

Fig. 29. Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene, etwas hinter dem in der Fig. 22 abgebildeten. Der Schnitt hat die drei Fibrillärmassen des Lobus opticus, zwei Bündelchen *(mf, F.o.a)* des Funiculus ant. superior und das Labralganglion getroffen.

Fig. 30. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Ocellarnervenbrücke *(Br)*.

Fig. 31. Ein Schnitt etwas nach hinten in der Gegend der Ocellarnervenbrücke und der Ocellarnerven *(On)*.

Fig. 32. Die äußere Fibrillärmasse *(A, B, C)* und die subretinale Nervenbündelschicht *(SNbs)* nach einem Frontalschnitt des Lobus opticus der Drohne (Puppe). *A* die äußere Ganglienzellschicht, *B* die Spindelschicht, *Sp* eine Spindel mit mehreren Nervenfasern, *C* das fibrilläre Netz mit den Ganglienzellen *(f.i)*, *g* das mittlere Fibrillennetz, *h*, *h'* die äußeren Fibrillennetze, *Nz* „Neurogliazelle“ (nach Haller), *D* die äußere Kreuzung, *ak* Nervenfaser der äußeren Kreuzung, *N* Neurilemm, *a* Nervenfasern, *Gz* Ganglienzelle, *x*, *x'* die obere helle Zone der Spindelschicht.

Fig. 33. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Drohne etwas hinter dem in der Fig. 28 abgebildeten. Die Fibrillärmassen des Lobus opticus zeigen hier das Maximum der Entwickelung. Man sieht auch den Speicheldrüsennerv *(Sn)*.

Fig. 34. Ein Horizontalschnitt des Lobus opticus der Drohne (Puppe). Zeichenapparat. Vergr. 100. Die Beziehung der Neuralelemente. Die drei Fibrillärmassen und ihre Beziehung mit den Protocerebralloben. *A* äußere Ganglienzellschicht der äußeren Fibrillärmasse, *a*, *a'*, *a''*, *a'''* die Ganglienzellgruppen der mittleren Fibrillärmasse, *b*, *b'*, *c*, *c'* Zellgruppen der inneren Fibrillärmasse, *M* die vordere Linse, *M'* die hintere Linse der inneren Fibrillärmasse, *Bb* das breite Bündel, *V* der Verzweigungspunkt des mittleren Teils des breiten Bündels, *F.s.a* das vordere Bündelchen (le faisceau supéro-antérieur Viallanes), *F.s.p* das hintere Bündelchen (le faisceau supéro-postérieur Viallanes), *Ab* anastomosierende Bündel, *y* Ganglienzelle der vorderen Kommissur *(AC)*, *Vb* vorderes Bündel der inneren Fibrillärmasse *(M)*, *Hb* hinteres Bündel der inneren Fibrillärmasse *(M')*.

Tafel 14.

(Ganglienmasse blau, Fibrillärmasse rot.)

Fig. 35. Der pilzförmige Körper aus einem Frontalschnitt durch das Gehirn einer jungen Puppe (Arbeitsbiene). Zeichenapp.

Abbe. *St.i* innerer Stamm, *St.a* äußerer Stamm, *1*, *2*, 3 drei Ganglienzellgruppen für die Höhlung der Becher, *4* Wandzelle, *5*, *6* Assoziationsbahnen des Lobus opticus.

Fig. 36. Der pilzförmige Körper aus einem Frontalschnitt durch das Gehirn der Imago (eine alte Arbeitsbiene). *7*, *7* die Verbindung der inneren Wände der Becher. Zeichenapparat Abbe. Dieselbe Vergrößerung wie in Fig. 35.

Fig. 37. Sagittalschnitt des Gehirns einer Drohne, in der Gegend des Labrofrontalnerven *(Lfr.n)*. Diese, wie auch Fig. 38 und 39 mit Projektionsapparat 100-fach vergrößert und abgebildet.

Fig. 38. Sagittalschnitt weiter medianwärts als der oben erwähnte in Fig. 37. Man sieht die Verbindung des Lobus antennalis mit dem Protocerebrum durch *F.a.s* und *F.a.i.*

Fig. 39. Ein Schnitt weiter medianwärts. Man sieht die Wurzel der beiden Antennalnerven *I*, *II*. Die Verbindung des Lobus antennalis mit dem Protocerebrum. Der Ursprung der Mandibular-, Maxillar- und Labialnerven.

Fig. 40—44 von vorn nach hinten aufeinanderfolgende Frontalschnitte des Unterschlundganglions der Drohne. Zeichenapparat Abbe.

Fig. 40. Frontalschnitt des Unterschlundganglions. Hier sieht man die motorische Zellgruppe des Tritocerebralnerven *(m.Tr.n)*.

Fig. 41. Ein Schnitt etwas nach hinten in der Gegend des Tritocerebralnerven *(Tr.n)* und Tritocerebrallobus *(Tr.l)*.

Fig. 42. Ein Schnitt weiter nach hinten. Hier sieht man die Vereinigung der beiden Tritocerebralnervenwurzeln in dem Muskel *D.i.ph.*

Fig. 43. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Mandibularganglien und der motorischen Zellgruppen des Speicheldrüsennerven *(m.N.s)*.

Fig. 44. Ein Schnitt etwas nach hinten. Der Ursprung des Speicheldrüsennerven liegt auf der Ventralseite des Unterschlundganglions.

Fig. 45. Ein Horizontalschnitt des Deutocerebrums (Arbeitsbiene). Zeichenapparat Abbe. Hier sieht man die motorische Zellgruppe *(m.Fr.g)* und die Wurzel *(WFr.n)* des Frontalganglionsnerven. Der Lobus antennalis *(L.a)* ist von zwei Gruppen von Zellen *(a, b)* als Verbindungselementen umgeben.

Histologie der Körper- und Darmmuskulatur und des Hämocöls von Owenia.

Ist die Längsmuskulatur der Körperwand wirklich Cölothelmuskulatur?

Von

Leo Zürcher aus Aarau.

Hierzu Tafel 15—20 und 4 Figuren im Text.

Einleitung.

Die Gattung Owenia ist trotz einer weiten Verbreitung und stellenweise häufigen Vorkommens bis in die jüngste Zeit hinein vernachlässigt worden. Diese stiefmütterliche Behandlung ist um so weniger gerechtfertigt, als das Genus in seiner Anatomie eine Fülle von interessanten Tatsachen aufweist, auf die schon frühere Autoren, jedoch, wie es scheint, nur mit wenig Erfolg, hingewiesen haben.

Der Begründer der Gattung ist DELLE CHIAJE (8)[1]; er hat aber nur Abbildungen von der napoletanischen Form (Owenia fusiformis) ohne eine Beschreibung hinterlassen. Wahrscheinlich dieselbe Art wurde im Jahre 1846 von GRUBE (27) unter dem Namen Ammochares Ottonis beschrieben. Eingehendere Untersuchungen sind aber erst von CLAPARÈDE 1870 und 1873 (9 und 10) angestellt worden. 1885 erfolgte eine nochmalige Bearbeitung durch v. DRASCHE (12). Viel jüngeren Datums sind die Arbeiten von GILSON (20—25) und von WATSON (36). Im übrigen finden sich in der Literatur meist nur kurze Angaben, überwiegend systematischen Inhalts.

Wie wenig die Kenntnisse, z. B. über das Blutgefäßsystem, den heutigen Anforderungen genügen, geht schon daraus hervor, daß uns Angaben darüber einzig von CLAPARÈDE und von DRASCHE zur Verfügung stehen, die sich zudem noch in vielem widersprechen. Erneute Untersuchungen über diesen Gegenstand sind also gewiß nichts Ueberflüssiges.

---

1) Nummer im Literaturverzeichnis.

Material und Behandlung.

Die Arbeit wurde in den Jahren 1907 und 1908 im zoologischen Institut der Universität Zürich ausgeführt. Sämtliches Material stammte aus der zoologischen Station in Neapel; zum Teil erhielt ich es von dort in konserviertem Zustande, zum Teil habe ich es selbst während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station im Sommer 1907 fixiert. Den dortigen Aufenthalt benutzte ich vorzüglich dazu, das lebende Tier zu beobachten und Material für die histologischen Untersuchungen zu gewinnen; sie wurden fast ausschließlich an Schnittpräparaten gemacht. Um möglichst einwandfreie Ergebnisse zu erzielen, kamen eine ganze Anzahl von Fixierungsflüssigkeiten zur Verwendung; die besten Resultate ergaben Sublimat-Essigsäure, Kaliumbichromat und Essigsäure (5-proz.), Müllersche Lösung. Bei Anwendung von Flemmingscher und Hermannscher Flüssigkeit zerfallen die Schnitte sehr leicht. Zur Färbung wurden in erster Linie verschiedene Hämatoxyline, seltener Karmine gebraucht; nach Fixierungsflüssigkeiten mit Osmiumsäure Safranin. Zur Untersuchung von Muskelelementen und der Gefäßwandungen diente vor allem Eisenhämatoxylin. Als spezifisches Reagens für bindegewebige Elemente lieferte die Mischung nach van Gieson, namentlich nach vorausgegangener Kernfärbung (Hämatoxylin Ehrlich), immer durchaus einwandfreie Bilder.

Muskulatur der Leibeswand.

Längsmuskulatur.

Die Längsmuskulatur ist im vorderen Körperteil stark ausgebildet; gegen das Hinterende hin nimmt sie nach und nach an Mächtigkeit ab. Sie liegt im Thorax (Segm. 2 + 3) unter einer schmächtigen Ringmuskellage, hinter dem zweiten Dissepiment (Abdomen) unter der stark entwickelten Grenzmembran an der Basis des Körperepithels; gegen die Leibeshöhle hin ist sie von einem drüsigen Gewebe bedeckt.

Den Bau der Muskelelemente bei den Chätopoden hat zuerst Rhode (52) erkannt. v. Drasche hat nur eine Differenzierung in kontraktile Rinde und Marksubstanz beobachtet. Gilson (25) befaßt sich nicht mit dem feineren Bau der kontraktilen Elemente. Wir werden aber auf diese Arbeit zurückkommen müssen, da sie in der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Muskel-

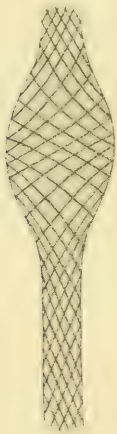
elemente (fibres musculaires) eine besondere Stellung einnimmt. Die letzten gedrängten Angaben über die Längsmuskulatur von Owenia, leider ohne Abbildungen, verdanken wir OGNEFF (49), der während eines Aufenthaltes in Neapel die Gelegenheit ergriff, um die Angaben GILSONS einer Revision zu unterziehen. Die Ergebnisse, zu denen OGNEFF besonders an Hand von Zupfpräparaten gekommen ist, stimmen fast durchweg mit dem überein, was auch ich gefunden habe. Um nicht zweimal dasselbe sagen zu müssen, will ich aber nur meine eigenen Beobachtungen etwas ausführlicher erörtern.

Die Längsmuskelzellen sind langgestreckt, bandförmig abgeplattet, gegen beide Enden hin zugespitzt; der Querschnitt zeigt meist eine stäbchen- oder linsenförmige Gestalt. Die Schmalseiten weisen fast immer scharfe Kanten auf. In der Körperwand ist die Muskelzelle so gelagert, daß die eine Kante der Leibeshöhle, die andere der äußeren Grenzmembran zugekehrt ist. Alle Muskelbänder verlaufen annähernd parallel zueinander, nur im Thorax kommen auch schief gerichtete Muskelzüge vor. Am dichtesten gedrängt sind die Zellen außen, wo sie mit der einen Schmalseite der Grenzmembran aufsitzen (Fig. 2 *lm*). Nach innen zu liegen sie lockerer, manchmal in Gruppen, meist aber einzeln ohne bestimmte Anordnung (Fig. 9).

Die ganze Zelle zeigt immer scharfe Umrisse. Auf Zupfpräparaten läßt sich bisweilen eine dünne, helle Außenzone erkennen. Es ist aber nach OGNEFF nicht möglich, ein Sarkolemm zu isolieren. Die Muskelzelle ist also offenbar nur von einer zähen Plasmahaut umhüllt und besitzt kein eigentliches, wohl differenziertes Sarkolemm.

Der Zelleib ist in eine zentrale plasmatische Substanz von feinkörnigem Aussehen, die Marksubstanz, und eine kontraktile Rindenzone gegliedert. In der mächtigen Rindenschicht liegen bandförmige, radiär angeordnete Fibrillensäulchen in einer ganz hellen, homogenen Interfibrillärmasse. Sie verlaufen ohne Unterbrechung in mehreren Spiralen ganz an der Oberfläche der Zelle vom einen Ende zum andern. An den Schmalseiten der Zellen sind sie scharf geknickt. Die spiralige Anordnung der Fibrillenbündel ist die Ursache der sogenannten doppelten Schrägstreifung, da man bei der Ansicht von der Fläche, infolge der bandförmigen Abplattung der Zelle, die vordere und die hintere Zellwand zugleich sieht (Textfig. 1). Der Kreuzungswinkel, unter dem sich die Fibrillenstränge der gegenüberliegenden Wandungen schneiden, wechselt

mit dem Kontraktionszustande, weil natürlich die Spiralwindungen um so flacher werden, je stärker die Kontraktion ist. Ich habe Kreuzungswinkel von 28—110° gemessen. Auch das Querschnittsbild ist zum Teil vom Zustand der Kontraktion abhängig. Wie schon gesagt, ist der Querschnitt meist stäbchen-, komma- oder spindelförmig, seltener rundet er sich linsenartig etwas ab. Die Erkennbarkeit des Markraumes ist direkt eine Funktion der Querschnittsform: am leichtesten ist er zu beobachten, wenn der Querschnitt etwas aufgebläht erscheint (Textfig. 2 *a*); ist er spindelförmig, so erreichen die Fibrillenbänder die Mittellinie und der



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Textfig. 1. Stück einer Längsmuskelzelle mit Kontraktionswelle, von der Breitseite gesehen (schematisch).

Textfig. 2. Querschnitte durch Muskelzellen.

Markraum ist kaum mehr zu erkennen *(b)*; stehen sich aber zufällig die Querschnitte der Fibrillensäulchen symmetrisch gegenüber, so können sie in der Mitte zusammenstoßen und so den Eindruck einer durchgehenden Streifung erwecken *(c)*. Die wirklichen Verhältnisse werden aber bei der geringsten Einstellungsänderung aufgedeckt, weil sich dann die Fibrillenstränge beider Seiten infolge ihrer Lage in der Zelle in entgegengesetztem Sinne verschieben. Die Querschnittsform der Fibrillensäulchen selbst ist auch veränderlich; sie ist zumeist stäbchenförmig (Textfig. 2); bei sehr starker Abplattung der Muskelbänder aber auch punktförmig. Eine Zusammensetzung aus Primitivfibrillen habe ich nicht erkennen können; aber schon die bandförmige Gestalt macht es wahrscheinlich, daß sie aus fadenförmigen Primitivbündeln bestehen, die aber durch eine Kittsubstanz zu einer einheitlichen Masse zusammen-

gebacken sind. Ich habe daher auch immer Ausdrücke gebraucht, die das Komplexe dieser Stränge andeuten sollen.

Der Kern der Zelle ist gegenüber ihrer gewaltigen Längenausdehnung außerordentlich klein (Fig. 5). Er ist in der Richtung der Muskelzelle gestreckt und erreicht eine Länge von 6—8 μ. Er ist zumeist oval, plättchenförmig, immer außerordentlich stark abgeflacht, so daß er im Profil als dünnes Stäbchen erscheint (Fig. 6 und 9 *mk*). Die Chromatinsubstanz ist in groben Flocken unregelmäßig verteilt; ein Kernkörperchen ist nicht zu erkennen (Fig. 5).

Der Kern liegt in einem hellen plasmatischen Hof, der sich gegenüber den spitzen Polen des Kernes spindelförmig auszieht, der Muskelzelle an der einen Flachseite außen an; bisweilen ist er in eine seichte Nische der Wandung eingelassen. Den spitzen Polen benachbart, meist noch in dem Hofe, sind in manchen Fällen dunkle unregelmäßige Körnchen wahrnehmbar, bald viele kleine, bald nur wenige; aber von größerem Umfang; es sind vielleicht Produkte des Stoffwechsels.

Die Lage des Kernes mag auf den ersten Blick befremdend erscheinen, weil wir gewohnt sind, den Kern in der größten Plasmaansammlung, also in der Marksubstanz, zu suchen. Bei näherem Zusehen lassen sich die Verhältnisse aber wohl ungezwungen erklären. Es ist ausgeschlossen, daß der Kern einer Bindegewebszelle angehört, denn jedes Muskelband enthält nur einen solchen Kern in der angegebenen Lage, und der Unterschied in seiner Gestalt gegenüber den wirklichen Bindegewebskernen, die in der Muskelschicht vorkommen, ist immer ausgesprochen.

Phylogenetisch läßt sich diese Form der Muskelzelle ohne Schwierigkeit vom nematoiden Typus ableiten. Bei den niedersten Oligochäten bildet die kontraktile Rinde eine offene Rinne (Phreoryctes u. a.). Der Kern liegt gewöhnlich außerhalb in einem vorgestülpten Plasmaballen, bisweilen aber, wenn die Schenkel der Rinne genügend Raum lassen, im Innern. Noch bei den höchsten Oligochäten (Lumbricus) können die Muskelzellen im wesentlichen diesen Bau zeigen. Der Kern der Längsmuskelzelle von Lumbricus liegt der Faser seitlich an; das Plasma, in dem er eingebettet ist, steht durch eine Spalte in der, im übrigen schon vollständig zu einer Röhre geschlossenen, kontraktilen Rinde mit dem des Markraumes in Zusammenhang (Schneider, 55). Von dieser Form zu der, wo die kontraktile Rinde vollständig geschlossen ist, ist gewiß nur noch ein kleiner Schritt.

Rich. Hesse (32) sagt, daß bei den Oligochäten eine Fülle verschieden gestalteter Muskelzellen vorkommen, so daß sich zusammenhängende Reihen aufstellen ließen „von solchen mit einem der kontraktilen Substanz außen anliegenden Kern ohne inneres Plasma, bis zu solchen, bei denen der Kern im Innern der kontraktilen Substanz liegt, und ferner von Muskelzellen, die denen der Nematoden außerordentlich ähnlich sind, bis zu solchen, wie sie bei Egeln allgemein vorkommen". Unser Fall scheint also schon unter den Oligochäten vertreten zu sein.

Für die Lage des Kernes ist wohl in erster Linie die Platzfrage maßgebend; bei den Hirudineen mit rundem Muskelquerschnitt und infolgedessen weitem Markraum liegen sie im Innern; bei vielen Oligochäten und Polychäten mit bandartigen Muskelelementen, wo also der Markraum sehr eingeengt ist, liegen sie an der Oberfläche der Zelle. Owenia ist in dieser Beziehung gewiß nicht ein weißer Rabe unter den Polychäten; nach Schneider sind nämlich die Muskelfasern von Nereis diversicolor „allgemein schmale, spitz auslaufende Bänder, denen der Kern innig anliegt". Es sei mir hier noch gestattet, auf die Angaben Marceaus über die Muskelzellen der Mollusken einzugehen, weil sich hier überraschende Analogien zeigen. So sagt Marceau (41) an einer Stelle: „En général, lorsque les fibres ont un assez grand diamètre et contiennent une colonne sarcoplasmique développée, les noyaux paraissent axiaux (Escargot, Anodonte); mais ils peuvent paraître aussi latéraux, c'est-à-dire en dehors de l'écorce contractile (Buccin, Pecten maximus). Lorsque les fibres ont un faible diamètre, les noyaux paraissent également latéraux (Huître, Solen). Enfin les noyaux paraissent être tantôt axiaux, tantôt latéraux dans les fibres cardiaques de Cardium norvegicum et de Dosinia exoleta." Um zu zeigen, wie weit die Analogie gehen kann, mag zum Schlusse noch erwähnt sein, daß bei Cassidaria und bei Buccinum, wo die Kerne in der Regel an der Oberfläche liegen, auch solche Muskelzellen vorkommen, wo sie sich in einer Spalte der kontraktilen Rinde vorfinden (Lumbricus); die Kerne an der Oberfläche sind hie und da „enfoncés dans une sorte d'échancrure de la masse fibrillaire" (Owenia).

Ringmuskulatur.

Ringmuskulatur findet sich nur vor dem 2. Dissepiment; sie geht nach vorn bis in die Kiemenlappen; vor dem 2. Septum keilt sie nach hinten rasch aus. Die Aufgaben, die sonst der

Ringmuskulatur zufallen, werden hier auf andere Art und Weise gelöst, nämlich durch Verschiebungen der Cölomflüssigkeit; daher weisen die Dissepimente, die natürlich bei dieser neuen Art der Bewegung eine äußerst wichtige Rolle spielen, einen so komplizierten Bau auf (Gilson, 22 und 23).

Die Ringmuskelschicht stellt eine wenigschichtige Lage von spindelförmigen, langgestreckten Zellen zwischen der äußeren Grenzmembran und der Längsmuskelschicht dar. Die äußersten liegen der Grenzmembran an, die übrigen zeigen keine bestimmte Anordnung; nur im vorderen Abschnitt des Thorax, wo sich eine Menge von schief verlaufenden Muskelzügen an spitze, nach innen vorspringende Pfeiler der Grenzmembran anheften, ist sie in einzelne Gruppen auseinandergedrängt (Fig. 1 *rm*). Die Länge der Ringmuskelzellen stellt einen bedeutenden Bruchteil des Körperumfanges dar. Ihr Querschnitt ist rundlich oder vieleckig, seltener etwas abgeplattet. Nach Rhode, l. c., zeigt der Zelleib ganz den nämlichen Bau wie die Längsmuskelzelle. Ich habe leider nie Gelegenheit gehabt, diese Tatsache feststellen zu können, weil sich immer die ganze Querschnittfläche gleichmäßig färbte. Dagegen ist es ein leichtes, die Uebereinstimmung in der Lage des Kernes nachzuweisen; die gestreckten, meist stäbchenförmigen Kerne liegen in einer deutlich etwas vorspringenden Plasmamenge ihrer Zelle seitlich an.

Muskulatur der Borstenbündel.

Die dorsalen Borstenbündel sind in normaler Ausbildung vorhanden. Die Muskelzellen setzen sich am Follikelkopf an und strahlen trichterartig gegen die Körperwand aus. Sie durchdringen die Längsmuskelschicht und inserieren an der äußeren Grenzmembran. Wegen der Zartheit der Fasern ist die feinere Struktur, gerade wie bei den Ringmuskelzellen, nur sehr schwierig zu erkennen. Die Zellen imponieren einfach als solide spindelförmige Fibrillenbündel von rundlichem Querschnitt, denen ein Kern von kurz walzenförmiger Gestalt seitlich in einem vorspringenden Plasmahügel anliegt.

Die ventralen Borstenbündel sind zu halbringförmigen Wülsten umgewandelt, in welchen Längsreihen von hakenförmigen Borsten eingepflanzt sind. Den Thoraxsegmenten fehlen sie. Auf der Höhe dieser Borstengürtel ist die Längsmuskulatur in drei Teile gespalten (Fig. 10 und 39). Der äußerste Teil dient zur Bewegung

der Borsten; an jede Hakenborste setzen sich oben am Schaft zwei Muskelzellen an, die eine von vorn, die zweite von hinten. Der zweite Teil durchsetzt die Borstenzone an der Basis; der dritte Teil endlich verläuft innerhalb der Borstenwülste. Die Muskelelemente der beiden zuerst genannten Teile durchziehen die Borstenregion zwischen den Längsreihen der Chitinbildungen. Das Aussehen der einzelnen Zelle ist das nämliche wie bei den dorsalen Borstenbündeln. Die Anordnung der Muskulatur im Borstengürtel hat schon v. Drasche beschrieben.

Peritoneum.

Wegen der engen Beziehungen, die zwischen der Muskulatur und ihrem peritonealen Ueberzug bestehen, bin ich genötigt, hier eine Besprechung dieser Gewebsart einzuschieben.

Das Bild der Peritonealschicht ist in bezug auf Aussehen und Mächtigkeit außerordentlich wechselvoll, je nach dem Funktionszustand.

Sehen wir dieses Gewebe zunächst einmal in seiner minimalen Ausbildung an: die Peritonealzellen sitzen dann in mehr oder weniger deutlich einschichtiger Lage dicht nebeneinander den innersten Muskelfasern auf. Der halbkugelige Zellkörper springt höckerförmig in die Leibeshöhle vor; er ist dicht vollgepfropft von Fett- und Eiweißkügelchen, so daß manchmal kaum der Kern sichtbar ist. Der Kern enthält neben der, in unregelmäßigen Brocken zerteilten chromatischen Substanz hie und da auch glänzende Vakuolen; entsprechend der Form der Zelle hat er meist kugelige Gestalt. Die Basis dieser Zellen geht häufig, wie in Fig. 8 dargestellt ist, in mächtige, von Sekreten noch ganz erfüllte Stränge über, die in die Muskelschicht eindringen. Von anderen Zellen wiederum gehen nur dünne, plasmatische Fortsätze in sie hinein. Alle diese Ausläufer der Peritonealzellen verzweigen sich reichlich und stehen miteinander in Verbindung: sie bilden ein Netzwerk von Plasmasträngen, in dem die Muskelzellen suspendiert sind (Fig. 4). Zwischen den Muskelfasern finden sich aber auch Zellen, die in allen ihren Eigenschaften ihre Abstammung vom Peritoneum verraten; sie können nämlich, gerade wie die Peritonealzellen, von Sekretmassen ganz erfüllt sein (Fig. 8). Sie senden vielfach eine ganze Anzahl von Fortsätzen aus, die ins Netzwerk übergehen: andere dagegen bilden einfach spindelförmige Ver-

dickungen der Plasmastränge (Fig. 4). Die kräftigsten dieser faden- oder plattenförmigen Bildungen können bis an die äußere Grenzmembran verfolgt werden. Vor der periodischen Geschlechtsreife nun zeigt das Peritoneum ein ganz verändertes Aussehen. Die Hauptmasse des Zelleibes mit dem Kern, den Fett- und Eiweißkügelchen, die an Zahl noch zugenommen haben, ist weit von der Muskulatur abgehoben (Fig. 3) und sitzt kappenförmig dem der Muskelschicht zugekehrten Teil der Zelle auf, der durch eine Menge dichtgedrängter Vakuolen mit einem hellen flüssigen Inhalt zu einem wabigen Maschenwerk aufgetrieben ist. Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß der Vakuoleninhalt ins Cölom entleert wird und zur Ernährung der frei in der Leibeshöhle herumtreibenden Geschlechtszellen dient.

Schon die Abbildungen an und für sich (Fig. 4, 8, 9) widerlegen die Angabe Ogneffs, l. c., die einzige, die ich nicht gelten lassen kann, daß zwischen dem Peritoneum und der Muskulatur immer eine scharf markierte Grenze bestehe. Dringen ja doch einzelne Zellen, manchmal aber auch ganze Gruppen von Peritonealzellen in die Muskelschicht ein. Aber schon die plasmatischen Stränge, die die ganze Muskulatur netzartig durchsetzen und die doch, wie Ogneff selbst angibt, Bildungen der Peritonealzellen sind, würden genügen, jene Angabe zu entkräften.

Lymphocytenbildung.

Schon v. Drasche, l. c. p. 21, hat Lymphocyten beobachtet: „Das Innere der Leibeshöhle ist von einer Flüssigkeit erfüllt, in welcher ovoide, sich blaß färbende, aber recht zahlreiche Zellen flottieren. Diese „Lymphzellen" findet man bei Schnitten meist in großer Anzahl an die inneren Wände der Kiemen geklebt." Leider ist nirgends zu ersehen, ob diese Angabe auf einer größeren Zahl von Beobachtungen beruht. Ich habe nämlich unter der großen Individuenzahl, die mir zur Verfügung stand, nur ein einziges gefunden, bei dem das Cölom von Lymphzellen bevölkert war. Glücklicherweise konnte ich gerade auch bei ihm ihre Entstehung beobachten. Die Bildung von Cölomocyten findet in den jüngsten Somiten des kegelförmig zugespitzten Hinterendes statt; es lösen sich namentlich in der Nähe der Kammerwände große Klumpen von kugeligen Zellen von der Außenwand der Cölomblasen los (Fig. 2). Die einzelnen Lymphocyten bilden sich in der Art

und Weise aus, daß um die an der Oberfläche liegenden Peritonealkerne immer deutlicher kugelige, meist noch mit Sekreten dicht erfüllte Plasmahäufchen abgegrenzt werden, wobei natürlich das Gewebe eine starke Lockerung erfährt. Die Kerne dieser oberflächlichen Zellen des Peritoneums zeigen nun ganz merkwürdige, zum großen Teil wohl charakteristische Degenerationsformen; sie sind meist sichel- oder stäbchenförmig, in diesem Falle oft scharf geknickt oder bald an einem, bald an beiden Enden gabelig gespalten, dreizackig u. s. f. Meistens sind Kerne von dieser Gestalt ganz an die Peripherie hin gedrängt, während kugelige, also offenbar noch wenig veränderte Kerne im Innern liegen. Diese Elemente lösen sich dann in großen Ballen von der Wand los und bewegen sich frei im Cölom. Bei vielen von den freischwimmenden Lymphzellen kann man eine weitere Veränderung in dem Sinne feststellen, daß der körnige Inhalt mehr und mehr verschwindet und die Zelle dadurch den Charakter einer Blase gewinnt.

Was das Vorkommen dieser Cölomocyten betrifft, so möchte ich noch einmal wiederholen, daß mir, diesen einen Fall ausgenommen, außer den reifenden Geschlechtszellen in der Leibeshöhle niemals andere Cölomocyten aufgefallen sind. Vielleicht erfolgt die Bildung von Lymphzellen bei noch nicht völlig ausgewachsenen Individuen und, wie wir später bei der Behandlung des Zirkulationsapparates sehen werden, glaube ich, ihr scheinbares Fehlen im ausgewachsenen Zustand erklären zu können.

Einschlüsse in der Körperwand.

Bald im Peritoneum, bald zwischen den Muskelzellen finden sich kugelige Cysten von parasitischen Einzellern (Fig. 6 *cy*).

Die Verquickung von Muskulatur und Peritoneum und der Umstand, daß man namentlich auf Querschnitten außerordentlich wenige, bisweilen aber auch gar keine Muskelkerne antrifft, haben Gilson (25) dazu geführt, anzunehmen, die Somatopleura bilde eine einzige Schicht von nematoiden Muskelzellen, deren Zelleib überdies noch die Funktionen einer Drüse angenommen habe. Er nennt diese Schicht daher „couche musculo-glandulaire“ und definiert sie folgendermaßen: „elle est formée de cellules qui sont à la fois musculaires et glandulaires“. Wir wollen uns einmal nach

den Momenten umsehen, die Gilson zu dieser Auffassung geführt haben und sie auf ihre Haltbarkeit prüfen. Er erwähnt besonders folgende: „Il n'y a entre ces deux portions (Muskulatur und Peritoneum) aucune ligne de démarcation." Diese Angabe muß ich, gegen Ogneff, bestätigen.

„On peut même sans difficulté constater que les trabécules (Plasmafortsätze der Peritonealzellen) de ce réseau sont en continuité directe avec la substance même de ces fuseaux" (Muskelbänder). Trotzdem diese Tatsache leicht festzustellen sein soll, ist es weder Ogneff noch mir gelungen, eine „continuité directe" oder eine „union tout à fait intime", wie sich Gilson auch ausdrückt, zu entdecken; man bekommt vielmehr immer den Eindruck, daß sich die Fortsätze nur an die Muskelelemente anlegen.

„Ils (les noyaux) sont très rares entre les fuseaux musculaires et souvent y manquent complètement. Mais, quelle que soit leur situation, ils présentent toujours le même aspect, il est impossible d'y découvrir des noyaux musculaires et des noyaux glandulaires distincts." Es darf durchaus nicht überraschen, wenn man auf Querschnitten in einem Gewebe, das aus so langgestreckten einkernigen Zellen besteht, nur wenige, auf manchen Schnitten wohl auch gar keine Kerne antrifft. Auf Längsschnitten sind aber Kerne viel leichter zu finden, namentlich an Stellen, wo die Muskelzellen dichtgedrängt verlaufen. Für Owenia kommt freilich noch in Betracht, daß die Kerne leicht übersehen werden können.

Die zweite Angabe, daß nur einerlei Kerne vorkommen, ist hinfällig, es sind deutlich zwei Kernformen vorhanden:

1) Peritonealkerne, meist von kugeliger Gestalt, oder wenn sie gestreckt sind, so sind sie es in der Richtung der Plasmafäden (Fig. 1 und 4), also senkrecht zum Verlauf der Muskelbänder. Im Kerninnern können helle Vakuolen auftreten.

2) Muskelkerne, oval, plättchenförmig, den Muskelzellen dicht anliegend; ihre größte Ausdehnung fällt in die Richtung der Muskelelemente; sie liegen immer in einem hellen, homogenen, plasmatischen Hof.

„Mais c'est dans des considérations ontogéniques que notre interprétation trouve son plus solide appui". Die Entwickelung von Owenia ist aber auch heute noch nur in ihren ersten Stadien bekannt. Gilson stützt sich daher auf die Befunde, die Fraipont an Polygordius gemacht hat. Abgesehen davon, daß dieser Schluß kaum ein „solide appui" genannt werden darf, ist nach neueren Untersuchungen von Hempelmann (31) und Schneider (55) er-

wiesen, daß das parietale Blatt der Cölomblasen nicht eine Epithelmuskelschicht darstellt, sondern sich aus einer Lage von Muskelzellen, noch deutlich mit nematoidem Charakter, und einem Peritoneum zusammensetzt. In dem Lehrbuch SCHNEIDERS werden ferner folgende Angaben über die Muskulatur der Körperwand von Polygordius gemacht: „Zwischen den Muskelfasern findet sich ein feines plasmatisches Netz, das vielleicht von Fortsätzen der peritonealen Endothelzellen gebildet wird. Doch kommen auch vereinzelt Kerne zwischen den Muskelfasern vor, die Bindezellen gehören, welche gleichfalls an der Bildung des Netzes teilnehmen.“ Damit ist GILSON dieses Moment genommen, ja, nach den eben angeführten Beobachtungen würden alle Tatsachen zu meinen Gunsten sprechen, weil ja dann die größte Uebereinstimmung im Aufbau der Somatopleura von Owenia und Polygordius vorhanden wäre.

GILSON hat auch schon Einwände gegen seine Auffassung vorausgesehen und in seiner Arbeit formuliert. Da ich nun glaube, die Stützen für seine Ansicht so sehr untergraben zu haben, daß sie sich nicht mehr aufrecht zu erhalten vermag, so möchte ich gerade mit diesem Einwand, der zugleich das Ergebnis der Untersuchungen OGNEFFS und meiner eigenen geworden ist, abschließen:

„Il n'y a pas double différentiation d'un même élément cellulaire. Il y a fusion entre deux couches: une couche externe musculaire et une couche interne peritonéale.“

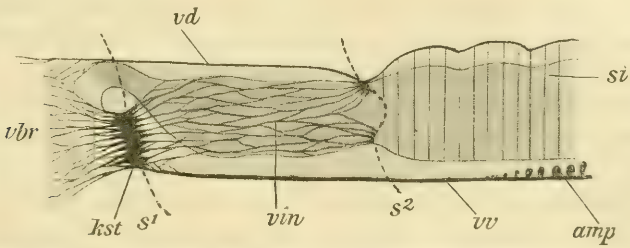
Die „Cellules musculo-glandulaires“ kommen bei Owenia nicht vor, sondern die äußere Wand der Mesodermblasen besteht aus einer Muskelschicht und dem Peritoneum.

Hämocöl.

Während der Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß nicht einmal die Morphologie des Zirkulationsapparates vollständig bekannt war. Ich will daher zunächst versuchen, eine Skizze des Gefäßapparates zu entwerfen.

Der Plan des Gefäßsystems ist sehr einfach. Es besteht im wesentlichen, wie bei allen Anneliden, aus einem dorsalen System, das das Blut nach vorn führt, und einem Ventralgefäß im neuralen Mesenterium, in dem es in entgegengesetzter Richtung fließt; beide stehen auf der Höhe des 1. Septums an zwei Stellen in Verbindung. An diesen beiden Stellen, ventrolateral vom Darm,

sind zwei gewaltige Gefäße (*kst* in Textfig. 3 und in Fig. 17) entwickelt; man könnte sie Kiemenstämme nennen, denn sie splittern sich nach vorn zu rasch in eine große Zahl von Kiemengefäßen *(vbr)* auf. In den Kiemenlappen bilden die Blutbahnen ein dichtes Netzwerk; in den verdickten Randpartien verlaufen die Gefäße größten Kalibers (Claparède).



Textfig. 3. Seitenansicht des Zirkulationssystems im Vorderkörper (Schema). Das Darmrohr ist dunkel getönt. Der Darmblutsinus *(si)* ist durch senkrechte Schraffen angedeutet.

Der dorsale Hauptstamm ist vom Hinterende nach vorn bis zum 2. Dissepiment (Segm. 3/[4]) als mächtiger Darmblutsinus *(si)* ausgebildet. Vor diesem Septum, im Thorax (Segm. 2+3), setzt er sich aus einem Dorsalgefäß *(vd)* und zahlreichen kleinen Gefäßen *(vin)* an der Oberfläche des Darmes zusammen. Diese Gefäße, die durch Anastomosen miteinander verbunden sind, fließen am Vorderende des Thorax zu den lateralen Kiemenstämmen *(kst)* zusammen, aus denen auch das Bauchgefäß *(vv)* seinen Ursprung nimmt (Textfig. 3).

Das Dorsale verzweigt sich unmittelbar vor dem 1. Septum und liefert Blutbahnen des Kopflappens und eine Anzahl Zweige, die die Kommunikation mit dem Kiemengefäßnetz herstellen.

Während man bisher immer annahm, daß sich die Gefäße des Thorax direkt in das Kiemengefäßnetz fortsetzen, erscheinen jetzt die Kiemenstämme, diese gewaltigen Bluträume auf der Höhe des 1. Dissepiments, in ihren Verlauf eingeschoben. Erst aus ihnen und nicht schon aus dem Gefäßnetz der Kiemen entspringt das Bauchgefäß.

Histologie der Hämocölwandungen.

Kiemengefäße.

Auf Querschnitten durch die Kiemenlappen (Fig. 11) findet man neben den starken Randgefäßen bald viele, kleine rundliche Querschnitte von Blutbahnen, oder dann wenige breit bandförmige,

wenn man eine Vereinigungsstelle oder eine Blutbahn der Länge nach getroffen hat. Der flache Hohlraum der Kiemenlappen ist von einer Menge spindelförmiger Muskeln durchsetzt, die häufig auch in der Gabel von Gefäßverzweigungen vorkommen, so daß auf gewissen Schnitten die Blutbahnen von ihnen durchdrungen erscheinen.

Die Gefäßwandung besteht aus einer dünnen, homogenen Membran, der außen eine epithelartige Schicht von Ringmuskelzellen anliegt. Die Muskelfasern, die mit geringen, sehr regelmäßigen Zwischenräumen angeordnet sind, erscheinen als solide, spindelförmige Fibrillenbündel, denen der gestreckte Kern seitlich in einer geringen Plasmaanhäufung anliegt. Ich will gleich hier vorwegnehmen, daß die Muskulatur sämtlicher Gefäße und diejenige der äußeren Sinuswand (Fig. 30) immer denselben Habitus aufweist; sie ist quergestreift; die Streifung ist aber nur stellenweise, bald da, bald dort, zu erkennen.

Die Kiemengefäße sind durch Fäden homogener Substanz mit der Grenzmembran der inneren oder auch der äußeren Epithelwand der Kiemenlamellen verbunden. Die Fäden gehen in die homogene Innenschicht, die Intima der Blutgefäßchen über. Dieses Verhalten ist in der hintersten Kiemenregion (Fig. 13) viel deutlicher, besonders wenn sich die Gefäße etwas von der Unterlage abgehoben haben. In dieser Gegend, wo man auf Querschnitten bis zu 60 Gefäßen zählt, heften sich alle Gefäße an die Wand des Intrabranchialraumes an. Nur die beiden untersten Gefäße (Fig. 13) stehen durch starke Leisten mit der gewaltig ausgebildeten Grenzmembran *(hm)* der äußeren Körperwand in Verbindung (Fig. 12). Verfolgt man diese Leiste auf Querschnittserien nach hinten, so zeigt sich, daß sie den vordersten Abschnitt eines unvollständigen horizontalen Septums *(hs)* vorstellt, das vor dem 1. Dissepiment zwischen der Körperwand und dem Lippenorgan *(lp)* ausgespannt ist. Sein Bau ist derselbe wie der der Dissepimente, von dem wir sofort sprechen wollen. Etwas weiter kaudalwärts (Fig. 14) haben sich die Gefäße in den Seitenschenkeln schon zum großen Teil vereinigt; die beiden Blutkanäle, von denen eben die Rede war, stehen jetzt auf einer senkrechten Platte des Horizontalseptums, dessen innerer Rand nun in die Grenzmembran übergeht, die an der Basis des Epithels entwickelt ist, das den intrabranchialen Raum auskleidet.

Kiemenstämme, erstes Dissepiment.

Gehen wir noch einen Schritt näher gegen das Septum, so treffen wir in jedem Seitenschenkel nur noch ein einziges Gefäß, dafür aber von gewaltiger Ausdehnung (Fig. 17 *kst*). Diese beiden Bluträume, die wir Kiemenstämme genannt haben, ruhen auf dem Horizontalseptum auf; sie durchbrechen lateroventral vom Darm das 1. Dissepiment, das eine gegen die Neuralseite etwas geneigte Wand darstellt. Alle Scheidewände zwischen den Cölomkammern bestehen aus einer membranösen Scheibe vom Bau der Grenzmembranen, die auf beiden Seiten von Muskelfasern bedeckt ist; in der Mitte ist sie vom Darmrohr durchbohrt. Mit Ausnahme der vordersten besitzen alle 2 Septalporen, zum Teil mit starker Muskulatur. Das 1. Septum zeigt nun noch eine Eigentümlichkeit: die homogene Grundlage bildet auf der Vorderseite eine Menge von Leisten und Vorsprüngen (Fig. 15), die ebenfalls von Muskulatur überzogen sind; die freien Ränder dieser Leisten können miteinander verschmelzen, so daß Muskelelemente in abgeschlossenen Räumen im Septum vorzukommen scheinen (Fig. 16). Es ist nun interessant, zu beobachten, daß die homogene Innenschicht, die Intima der Kiemenstämme, mit der Septalmembran direkt in Verbindung steht; die Kiemenstämme erscheinen daher wie Ausstülpungen des Septums nach vorne zu (Fig. 15 und 16).

Direkt vor dem 1. Dissepiment ist aus der Vereinigung der Gefäße in der dorsalen Mittellinie ein Rückengefäß entstanden. Ein Mesenterium ist vom 1. Septum an ausgebildet.

Hinter dem Septum spalten sich die Kiemenstämme sofort wieder in eine große Anzahl von Zweigen, von denen die einen in das Gefäßnetz am Darm übergehen, andere, nämlich die neuralen, bilden nach ihrer Vereinigung das Bauchgefäß. Die zuerst genannten Gefäßzweige werden durch Leisten homogener Substanz (Fig. 18), die vom Septum an kaudalwärts rasch an Höhe abnehmen, an den Darm herangezogen. Das neurale Mesenterium, das ebenfalls vom 1. Septum an vorhanden ist, ist ein Stück weit noch ohne Blutraum. Die Gefäße, die sich zum Ventrale vereinigen, werden erst nach und nach ins Mesenterium einbezogen, wie die Figg. 18—21, die einer Serie entnommen sind, veranschaulichen.

Durch den ganzen Thorax (Segm. 2+3) zeigen sich immer dieselben Blutbahnen: je ein Gefäß im dorsalen und eines im ventralen Mesenterium und ein Gefäßnetz an der Oberfläche des Darmes.

Das Dorsalgefäß (Fig. 24)

ist nicht einfach ein Spaltraum zwischen den Mesenterienlamellen. Die rings geschlossene Wandung erscheint vielmehr wie aus einem Guß. Sie besteht aus der uns schon geläufigen homogenen Masse (Fig. 22), die sich nach oben in das einheitliche Mesenterium, gegen den Darm hin in die Mesenterienlamellen fortsetzt; in ihr ist die Muskulatur eingebettet. Die Muskelfasern, auf deren Bau wir nicht mehr einzutreten brauchen, gehen vom einheitlichen, hämalen Teil des Mesenteriums auf die Seitenwände des Dorsale über, biegen dann unter ihm zum größten Teil halbringförmig um, um auf die andere Seitenwand überzugehen. Nur ein geringer Teil der Muskelfasern folgt den Mesenterienlamellen.

Darmgefäße.

Die Gefäßwand weist immer denselben eintönigen Bau auf: eine homogene Innenmembran, der außen die epithelartige Ringmuskelschicht aufgelagert ist; die Muskelfasern sind quergestreift (Fig. 28).

Die Verbindung mit der Darmwand, welche diese Gefäße hinter der ersten Kammerwand gewonnen haben, wird nicht mehr aufgegeben. Sie wird aber hier nur selten und streckenweise durch kontinuierliche Leisten hergestellt, viel häufiger sind es Fäden — also wieder ähnlich wie in der Kiemenregion — die in unregelmäßigen Abständen die Gefäßintima mit der Darmwand verbinden. Bisweilen können einzelne Darmgefäße durch die prall gefüllten, fadenförmigen Drüsen *(dr)* vom Darm abgedrängt werden; in solchen Fällen sind die Verbindungsfäden oder Leisten außerordentlich leicht wahrzunehmen. Auf den Querschnitten trifft man dann birnförmige Blutgefäße, die sich auf hohen Stielen erheben.

Um zu verstehen, von wo in der Darmwand die Verbindungselemente ausgehen, wollen wir etwas näher auf den Bau der Darmwand eingehen. Dem niedrigen Darmepithel, von dem wir später noch eingehender berichten werden, liegt außen eine homogene Membran an und auf dieser eine mehrschichtige Muskellage von Zellen, die den Elementen der Gefäßmuskulatur sehr ähnlich sehen. Diese, dem Darm eigene Muscularis ist in sich geschlossen. Die Mesenterienlamellen, die vom Rückengefäß herabreichen, legen sich außen dieser Muskelschicht an, dringen dann seitlich vom Darm in sie ein und verschmelzen mit der inneren Membran, die wir als Grenzmembran des Darmes bezeichnen wollen. Die Gefäßstiele

durchdringen in diesem Falle die Darmmuskulatur, häufig aber erscheint die ganze Muskelschicht in homogene Substanz versenkt, so daß die erwähnten Stiele von ihrer Oberfläche abgehen können (Fig. 24 und 28). Die Verschmelzung der inneren (Grenzmembran) mit der äußeren Membran, die sich in die hämalen Mesenterienlamellen fortsetzt, ist vor allem auf der Neuralseite des Darmes durchgeführt. Je weiter wir aber im Thorax kaudalwärts vordringen, desto deutlicher ist diese zweite Membran von der inneren gesondert und liegt schließlich, kurz vor dem 2. Querseptum, auch auf der Bauchseite der Darmmuskulatur nur auf, um dann in die Wandungen des Ventralgefäßes überzugehen (Fig. 31). Bisweilen ist aber diese äußere Membran, die gegen die Leibeshöhle von einer sehr spärlichen Muskelschicht überzogen wird, bis nahe gegen das vorderste Septum wohl erkennbar. Die Wandung der Darmgefäße steht nun mit dieser äußeren Membran, wo sie immer zu beobachten ist, in Verbindung; ich möchte sie daher Gefäßmembran nennen. Die Gefäße des Thorax, die an der Oberfläche der Darmwand verlaufen, sind wahrscheinlich als Spalträume der Gefäßmembran aufzufassen, deren äußere Wand in die Leibeshöhle vorgestülpt ist; für eine solche Ansicht spricht wenigstens der Umstand, daß Bluträume von spaltförmigem Querschnitt in den dorsalen Mesenteriallamellen und ferner in den Seitenwänden des Ventrale vorkommen; beides sind ja Teile der Gefäßmembran.

Die Darmwand im Thorax zeigt also, wenigstens gegen das 2. Dissepiment, folgenden Bau:

1) Bewimpertes Darmepithel;

2) Homogene Membran (Grenzmembran), darauf

3) Mehrschichtige geschlossene Ringmuskellage;

4) Aeußere homogene Membran mit den Gefäßen und nur spärlicher Muskulatur (Gefäßmembran); sie geht in die Mesenterienlamellen über. Ich werde am Schlusse den Versuch einer Deutung dieser Verhältnisse wagen.

Das Ventralgefäß

ist in seinem Bau dem Dorsale analog; der Unterschied zwischen beiden beruht nur darauf, daß das Bauchgefäß dem Darm anliegt, während jenes von ihm abgehoben erscheint. Die Seitenwände des Gefäßes (Fig. 23) sind Teile der besprochenen Gefäßmembran; der ursprüngliche Zusammenhang ist aber gewöhnlich nur vor dem 2. Querseptum (Fig. 31) zu erkennen, weil im ganzen übrigen

Bezirk an der Neuralseite eine innige Verschmelzung der beiden homogenen Membranen eingetreten ist. Die Uebereinstimmung mit dem Rückengefäß ist besonders am Verlauf der Muskelfasern erkennbar, die Fasern biegen nämlich an der Darmseite um, verlaufen dann eine Strecke weit parallel der Darmwand, um dann auf die andere Seitenwand des Gefäßes überzugehen; ein Teil aber setzt sich in die Muskelwand des Darmes fort. Neuralwärts vom Ventrale ist ein kurzes, bald einheitliches, bald unregelmäßig gespaltenes Mesenterium ausgebildet (Fig. 22 und 23).

Das zweite Querseptum (Segm. 3/[4]).

ist nicht so einfach gebaut wie die vordere Kammerwand des Thorax. Es ist trichterförmig nach hinten eingesenkt (Fig. 27). Ein starker, hufeisenförmiger Muskelwulst an der Vorderseite des Dissepiments umspannt den Darm seitlich und oben (Croissant dorsal, GILSON). Die Septalporen verfügen über eine mächtige Muskulatur (Fig. 31 *mspo*). An der Peripherie inseriert das membranöse Septum an der Grenzmembran unter dem Körperepithel; nur an zwei Stellen der Seitenwand endigt es auf eine Strecke weit mit freiem, muskulös verdicktem Rande in einer tiefen Rinne der Muskulatur. Aehnliche Bildungen, eine Art Schleußen, weisen auch alle übrigen Dissepimente auf (Fig. 10).

Verfolgen wir nun den Darm vom Thorax in den Trichter des 2. Septums. Er ist an der Segmentgrenze stark verengert (Fig. 27). Gerade wie im vorderen Thoraxabschnitt liegt auf dem Darmepithel eine homogene Membran (Grenzmembran; Fig. 27 und 31 *hm*) und auf ihr eine mehrschichtige Muskellage. Die Gefäßmembran, die im Thorax gewöhnlich nur auf dem Rückenteil des Darmes von der inneren deutlich gesondert erscheint, verläuft nun hier rings um den Darm herum auf dieser Muskulatur und geht in die Wandungen des Ventralgefäßes über (Fig. 31 *hmv*). Wie der frontale Längsschnitt in Fig. 27 zeigt, inseriert nun die Gefäßmembran am innersten Trichterteil des Septums; mit der inneren, der Grenzmembran, ist sie durch eine Menge von Balken verbunden und außen von einer mächtigen Muskelschicht bedeckt, die gegenüber der minimalen Entwickelung im übrigen Thoraxraum auffallen muß. Gegen die Leibeshöhle ist diese Muskelschicht von einer hellen plasmatischen Zone überzogen, in welcher viele, in der Tangente etwas gestreckte Kerne nahe an der Oberfläche liegen. Die Muskelelemente sind von normalem Bau. Die kernführende

Plasmaschicht, die man sonst nirgends im Körper in dieser Ausbildung wiederfindet, dürfte einen Rest der Peritonealbekleidung, die sonst am Darm fast vollständig unterdrückt ist, darstellen.

Leider ist nun am konservierten Material die Kontraktion der mächtigen Muskelmassen an der Darmwand und am Septaltrichter immer so stark, daß die Lumina der Darmgefäße vollständig verschwinden. Man kann nur feststellen, daß sich die erwähnten Blutkanälchen im Trichter nach hinten immer mehr am Darm nach oben und nach unten drängen und sich zum großen Teil vereinigen. Beim lebenden Tier ist natürlich leicht wahrzunehmen, daß das Dorsale und die Darmgefäße mit dem Sinus kommunizieren, der ja unmittelbar hinter dem 2. Septum sein vorderes Ende erreicht. Es ist nun nach der Lage der Gefäße im Thorax zweifellos, daß sie, vielleicht nur als Spalträume, in der Gefäßmembran nach hinten ziehen und sich in den Sinus öffnen.

Der innerste Teil des Septums, der die Gefäßmembran schon aufgenommen hat, vereinigt sich nämlich mit der Grenzmembran des Darmepithels zu einer dicken, manchmal geschichteten Lage aus homogener Substanz (Fig. 27 *hm*), die den Sinusraum vom Darmepithel trennt. Die dünne äußere Sinuswand geht oft schon vom innersten Teil des Septums ab, manchmal auch erst in einiger Entfernung von der Insertionsstelle von der einheitlichen, jetzt so mächtigen Grenzmembran.

Das Bauchgefäß durchbricht das Dissepiment.

Der Darmblutsinus

ist ein mächtiger Blutraum, der vom hintersten Ende bis zum 2. Septum nach vorn reicht; in ihm liegt der Darm. Seine Weite ist je nach der Stelle des Querschnittes verschieden, weil auch die Kontraktionswellen, die sich beim lebenden Individuum von hinten nach vorn über den Sinus fortpflanzen, in einem bestimmten Momente fixiert sind. Wie gewaltig der Sinus anschwellen kann, zeigt Fig. 39. Die Außenwände des Sinus vereinigen sich über dem Darm zur Bildung des hämalen Mesenteriums (Fig. 25); auf der Neuralseite liegen sie dem Darm immer an. Ich habe niemals eine Kommunikation mit dem Bauchgefäß gefunden, wie sie v. Drasche in Taf. II, Fig. 4 abbildet.

Der Sinusraum liegt zwischen dem Darmepithel und der Ringmuskulatur; er ist von homogenen Membranen ausgekleidet, die durch Fäden miteinander verbunden sind.

Treten wir nun auf die Komponenten der Sinuswandungen, wie sie sich etwa in einem Segmente der Körpermitte präsentieren, etwas näher ein:

Das Darmepithel besteht aus zylindrischen, sehr dicht stehenden Zellen und flaschenförmigen Drüsen; alle enthalten etwa in halber Höhe einen eiförmigen Kern mit deutlichem Kernkörperchen (Fig. 36). Gegen das Darmlumen hin ist eine feine Cuticula abgesondert, die von Wimperhaaren durchbohrt wird. An der Basis des Darmepithels zeigt sich eine an manchen Stellen fast zusammenhängende Schicht von tangential gestreckten, spindelförmigen Zellen (Fig. 36 *ers*). Die Form dieser Zellen erinnert an Muskelelemente; es ist mir aber niemals gelungen, kontraktile Fibrillen in ihnen nachzuweisen. Ueberdies findet man hie und da Stellen, wo sich diese Elemente keilförmig zwischen die Darmepithelzellen einschieben (Fig. 7 *ers*). Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß es sich um die sogenannten Ersatzzellen handelt. Schon Claparède hat bei den meisten sedentären Polychäten am Grunde des Darmepithels eine kernreiche Schicht aus nicht deutlich gegeneinander abgegrenzten Zellen beobachtet und sie in diesem Sinne gedeutet. Der Vollständigkeit halber mag hier noch erwähnt sein, daß an der Neuralseite des Darmes ein fibrillärer Strang, ein Darmnerv, verläuft, der mit den übrigen Teilen des Nervensystems aber nicht in Verbindung steht. In der Darmwand finden sich ferner noch, namentlich bei einzelnen Individuen, in verschiedener Höhe zwischen den Elementen des Darmepithels selbständige, meist kugelige Zellen mit großem, zentralen Kern und auffallendem Kernkörperchen (Fig. 27 und 33 *Wz*). Häufig liegen ihnen außen einzelne Basalzellen kapselartig an. Neben diesem gewöhnlichen Bild einer ruhenden Zelle fallen weniger häufig auch solche auf, in denen sich der Plasmakörper von der Wand zurückgezogen hat und ein Kranz von kleinen runden Kernen unter seiner Oberfläche gelagert ist; ein Bild ähnlich dem, wie es bei der Mikrogametenbildung von Coccidien anzutreffen ist. Diese Zellen sind mir leider erst aufgefallen, als mir kein lebendes Material mehr zur Verfügung stand; wir können daher mit Sicherheit nur angeben, daß parasitische Einzeller im Darmepithel nisten.

Den Sinusraum trennt eine dicke homogene Membran vom Darmepithel. Auch gegen das Cölom hin ist er von einer nur etwas dünneren Membran von demselben Aussehen begrenzt. Beide Membranen hängen durch zumeist einfache Fäden zusammen, die

sowohl außen als innen in die Membranen übergehen. Es beweist dieses Verhalten, daß die Membranen eine einheitliche Bildung sein müssen und nicht als Basalmembranen des Darmepithels und der Splanchnopleura aufgefaßt werden können (LANG [39]). Ein Vasothel fehlt im Sinus gerade so vollkommen wie in den Gefäßen.

Die äußere Sinusmembran ist cölomwärts von der epithelartigen Ringmuskellage bedeckt, über die wir in der Hauptsache schon orientiert sind. Die spindelförmigen, genau parallel laufenden Muskelzellen, die mit ihren Enden übereinandergreifen, sind der Membran angelagert oder leicht in sie eingesenkt (Fig. 30); sie besitzen einen punkt- oder kurz-stäbchenförmigen Querschnitt (Fig. 33 und 26). Die kleinen, in der Richtung der Fasern gedehnten Kerne liegen ihrer Zelle seitlich oder auf dem Rücken an und sind von einer geringen Plasmamenge umgeben. Im Innern zeigen sie eine größere Anzahl von Chromatinfetzen in einer feinkörnigen Grundmasse. Die Fibrillenbündel sind quergestreift.

An der Stelle, wo die äußere Sinuswand an der Neuralseite des Darmrohres in die Mesenterienlamellen umbiegt, ist auf der Ringmuskulatur eine in ihrer Ausdehnung sehr beschränkte Schicht von Längsfasern erhalten. Sie sind gleich gebaut wie die Ringfasern; Querstreifung habe ich aber an ihnen nicht beobachten können (Fig. 32 und 25 *lm*).

Ein Peritoneum in Form eines Epithels ist auf der äußeren Sinuswand nicht vorhanden. Nur äußerst selten entdeckt man auf der Ringmuskelschicht große kugelige Kerne in einem vorspringenden Plasmahügel (Fig. 26 *pk*). Sie unterscheiden sich besonders durch ihre Größe von den Muskelkernen. Dieselben Kerne sind auch etwa auf den Gefäßwandungen im Vorderkörper zu finden.

CLAPARÈDE (10) macht über den Sinus folgende Angaben: „Chez les Owenia, le sinus intestinal est compris entre deux couches très minces de fibres annulaires. Les brides existent comme chez les Serpuliens, mais en nombre peu considérable. Rien qui ressemble à un epithélium du sinus. Ce dernier paraît être ici une véritable lacune dans les muscles.“

Nur ein kleiner Fehler ist dem berühmten Genfer unterlaufen: er hat offenbar die spindelförmigen Basalzellen am Grunde des Darmepithels für Muskelelemente gehalten. Im übrigen kann ich seine Angaben nur unterstreichen.

Demgegenüber erscheinen die Beobachtungen v. DRASCHES nicht so glücklich: „So wie der Oesophagus besteht der Darm aus

einer Cuticula, einem Wimperepithel, welches wenig von dem des Oesophagus abweicht und aus höheren Zellen besteht mit größeren basalen Kernen. Auf ihm liegt eine äußerst dünne Ringmuskulatur, hierauf folgt der Blutsinus und dann eine homogene Membran, in welcher sich eine äußerst zarte Längsmuskulatur erkennen läßt." In Taf. II, Fig. 4 bildet er an der äußeren Sinuswand ein Vasothel aus ganz flachen Zellen ab. Die Ersatzzellen des Darmepithels scheinen ihm entgangen zu sein, denn er erwähnt sie im Text nicht und in den Abbildungen ist nicht eine Spur von ihnen zu erkennen. Wie man aus den Figuren Drasches ersehen kann, bezeichnet er wahrscheinlich die innere Sinusmembran als Ringmuskulatur. Diese Vermutung wird zur Gewißheit, wenn wir hören, daß er über die Ringmuskulatur der Körperwand folgendes aussagt: „Die Ringmuskulatur ist im Thorax recht kräftig ausgebildet, wird jedoch im Abdomen so schwach, daß sie nur mit stärkeren Vergrößerungen als eine unterhalb des Hypodermis liegende, doppelt konturierte Linie zu erkennen ist." Die übrigen Angaben beruhen auf ungenauer Beobachtung. Diese Irrtümer werden uns sofort verständlicher, wenn wir bedenken, daß es auch heute noch Forscher gibt, die an Stellen, wo andere homogene Membranen zu finden glauben, epithelartige Schichten von Muskelfasern erkennen wollen und demgemäß darstellen.

Nachdem wir mit dem Bau der Sinuswände vertraut geworden sind, wollen wir den Sinus von vorn nach hinten verfolgen, uns aber nur da aufhalten, wo Abweichungen vom normalen, soeben beschriebenen Bau vorliegen.

Im vordersten Sinusteil ist die innere Membran außerordentlich stark entwickelt und erscheint geschichtet. In ihr habe ich in einigen Fällen kleine, etwas flachgedrückte Kerne in einem in den Sinusraum vorspringenden Buckel gefunden. Gegen das Hinterende nimmt die innere Membran allmählich an Mächtigkeit immer mehr ab. Der Sinusraum ist zu vorderst von einem dichten Netzwerk von Fäden durchsetzt; daneben finden sich auch größere Balken. In ihnen und auch in den dickeren Fäden sind feine Muskelfibrillen ausgebildet. Diese Verhältnisse sind aber ganz auf das vorderste Ende des Sinus (Fig. 27) beschränkt. Die Zahl der Fäden nimmt nach hinten sehr rasch ab, die Muskelfasern in ihnen verschwinden. Am häufigsten treten die Fäden bis gegen das 3. Septum in der Gegend des hämalen Mesenteriums auf (Fig. 25 und 39). Von da weg bis gegen das Hinterende treten dann

Verbindungsfäden nur noch in äußerst spärlicher Zahl bald an dieser, bald an jener Stelle des Darmblutsinus auf.

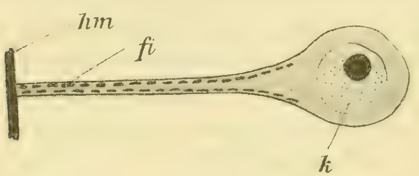
Das 3. Dissepiment zeigt in seinem Bau mit dem vorhergehenden große Uebereinstimmung. Es ist leicht trichterförmig nach hinten eingesenkt. Die Muskulatur auf dem innersten Teil des Septums ist sehr stark entwickelt (Fig. 33). Die beiden Muskelwülste seitlich vom Darm biegen aber über ihm nicht halbringförmig zusammen, sondern steigen gegen die dorsale Mittellinie empor. Die Septalmembran geht in die äußere Sinusmembran über, ein Verhalten, das sich bei allen Kammerwänden im Sinusteil des Körpers wiederholt, wie ich gleich vorwegnehmen will. Der Darm ist auch hier stark geschnürt. In dem flachen Trichter vor dem Septum zeigt nun die Ringmuskulatur des Sinus in einer kurzen Zone eine ganz abweichende Beschaffenheit (Fig. 33). Ich vergleiche diese Stelle mit derjenigen im Trichter des nächstvorderen Septums, wo die Gefäßmembran eine starke Muskelhülle gewonnen hat (Fig. 27). Gilson (24) sagt bei der Beschreibung dieses Dissepiments: „L'intestin se rétrécit en traversant le septum, mais sans acquérir un muscle constricteur spécial." Ich muß demgegenüber betonen, daß ich gerade diesen Gürtel der abnorm gebauten Ringmuskulatur als „muscle spécial" aufgefaßt wissen möchte, denn es kann sich ja hier selbstverständlich nur um die Muskulatur der äußeren Sinuswand handeln.

Betrachten wir zunächst einen Querschnitt (Längsschnitt durch die Ringmuskelzellen), Fig. 37, so fällt in erster Linie die Mächtigkeit der Muskelschicht gegenüber der normalen Ausbildung auf. Sie ist rings um den Darm geschlossen und besteht aus einem inneren höheren Teil, in welchem sehr feine, zirkulär verlaufende Fibrillen *(fi)* entwickelt sind, und einem hellen, protoplasmatischen Belag mit großen, tonnenförmigen Kernen außen. Im Sinusraum *(si)*, der in dieser Gegend gewöhnlich stark eingeengt ist, finden sich unregelmäßige Haufen eines körnigen Sekretes *(gr)*. Das Darmepithel besteht aus niedrigeren, dafür aber dickeren Zellen. Wir wollen noch davon Notiz nehmen, daß ein kleiner Teil von den äußersten Zirkulärfibrillen auf die Seitenwände des Ventrale *(vv)* überzugehen scheint.

Auf Längsschnitten (Querschnitte durch die Ringmuskelzellen) erkennt man außen, an der Stelle des Plasmabelages, birnförmige Zellkörper, in denen vor allem der Nucleolus auffällt; von ihnen gehen nach innen geradlinige Fortsätze ab, die manchmal bis zur äußeren Sinuswand deutlich sind (Fig. 35). Dieser Fortsatz ent-

spricht also demjenigen Teile, in dem die Fibrillen entwickelt sind. In Fig. 38 ist ein Teil eines Längsschnittes bei stärkerer Vergrößerung dargestellt.

Dieser Muskelgürtel besteht demnach aus dichtgedrängten, lamellenartig ausgebildeten Zellen, die in der Mitte der Zone am höchsten sind und nach vorn und hinten immer niedriger werden (Fig. 33). Mit ihrer konkaven Innenseite lehnen sie an die äußere Sinusmembran. Der freie, gegen die Leibeshöhle hin schauende Rand ist wulstartig verdickt, am meisten da, wo der Kern liegt. Dieser Randwulst ist der eigentliche plasmatische Zelleib, während wir demgegenüber den inneren blattartigen Teil als den fibrillären bezeichnen können. Der große Kern ist walzen- oder tonnenförmig; sein Inhalt ist ganz hell und fein granuliert, so daß sich das große Kernkörperchen immer äußerst scharf von seiner Umgebung abhebt. An Stelle eines Nucleolus habe ich auch einmal einen kurzen geknäulten Faden mit regelmäßigen knotigen Verdickungen vorgefunden.



Textfig. 4. Sinusmuskulatur vor dem 3. Septum. Querschnitt einer Muskelzelle.

Im platten inneren Teil der Zelle verlaufen wahrscheinlich zwei Reihen von Fibrillensäulchen; diese Verhältnisse sind auf Schnitten nur mit Mühe zu erkennen, weil die Zellen dichtgedrängt stehen. Auf dem Querschnitt sind die Fibrillensäulchen punktförmig oder senkrecht zur äußeren Sinuswand (Textfig. 4 *hm*) gestreckt. Der Querschnitt dieser Zellen erinnert sehr an Muskelzellen vom nematoiden Typus, wie sie sich z. B. bei Polygordius vorfinden.

Im Sinusraum dieser Zone, seltener auch zwischen den einzelnen Zellen (Fig. 38), sind immer granulierte Sekrethaufen vorhanden. Es erhebt sich daher die Frage: Haben diese Zellen eine sekretorische Nebenfunktion? Der Umstand, daß sich diese Körnchenhaufen nur im Sinusraum unter diesem Muskelgürtel, niemals aber in anderen Teilen verfrachtet finden lassen, läßt vermuten, daß sie erst beim Tode des Tieres dorthin gelangt sind. Im Plasma der Zelle selbst sind solche Granulationen nicht wahrzunehmen.

An der vorderen und der hinteren Grenze dieses Muskelgürtels, wo die Zellen ihre geringste Höhe besitzen, setzt plötzlich wieder die Muskulatur in normaler Ausbildung ein (Fig. 33).

Eine Erscheinung der benachbarten, schon normal entwickelten

Muskulatur erinnert aber noch an jenen Gürtel. Wie Fig. 32 veranschaulicht, gehen nämlich die meisten Ringmuskelfasern von der Neuralseite der Darmwand nicht auf die Seitenwände des Ventrale über, sondern durchbrechen das Mesenterium.

Von allen weiter kaudalwärts liegenden Dissepimenten zeigt das 5. am ehesten noch Verhältnisse, die sich den schon besprochenen nähern (Fig. 10). Der zentrale Teil der Scheidewand ist hier nach vorn ausgebuchtet. Die Muskelschicht auf den innersten Teilen des Septums und auf der äußeren Sinuswand in dem nach hinten offenen Trichter ist, gerade wie bei den vorderen Septen, die wir behandelt haben, verstärkt. Diese Verstärkung wird aber hier einfach durch eine Vermehrung der Zahl von normalen Muskelzellen erreicht und nicht etwa durch eine andere Gestaltung des einzelnen Elementes, wie im Muskelgürtel vor dem 3. Dissepiment. Infolgedessen ist hier die Ringmuskelschicht des Sinus ausnahmsweise mehrschichtig.

Die übrigen Septen im mittleren Körperabschnitt, die mehr oder weniger flach ausgebreitet sind, haben einen gleichmäßigen Muskelüberzug; die äußere Sinuswand ist auch an den Segmentgrenzen normal gebaut. Der Darm ist nicht verengt.

Während also auf der Höhe der vorderen Septen der Darmtractus stark geschnürt ist, erweitert sich im Gegenteil sowohl Darm als Sinus an den Segmentgrenzen schrittweise immer mehr, je weiter wir kaudalwärts vordringen, so daß schließlich, nahe dem hinteren Ende, die Sinusflüssigkeit zwischen den Septallamellen, die weit auseinanderweichen, fast bis zur Körperwand hin gelangen kann (Fig. 44). Die Darmwand ist in dieser Gegend ein einfaches Epithel aus fast kubischen Zellen.

In den jüngsten, sehr kurzen Somiten des konischen Hinterendes nun ist der Sinus auf ein Lakunensystem in der Darmwand rückgebildet (Fig. 41, 42, 43, 45). Das Darmepithel zeigt hier eher wieder den Bau wie im mittleren Körperteil, da an seinem Grunde wieder Kerne von Basalzellen auftreten; ihre Zellgrenzen sind aber hier nicht zu erkennen. Der Sinusraum ist von einer Menge Fäden durchsetzt, die meist von spitz konischen, in die Bluträume vorspringenden Protuberanzen des Darmepithels abgehen (Fig. 41 und 42). In diesen Spitzen können auch Basalkerne liegen (Fig. 42 *ers*), und so können Bilder entstehen, die denen von Enchytraeus adriaticus, wie sie Vejdovsky (60) darstellt, in hohem Grade ähneln. Aber ich sage nur ähneln, weil nach ihm die Fäden Fortsätze der Basalzellen und die äußere Sinusmembran selbst

eine entodermale Bildung ist. Die innere Sinusmembran ist hier nur sehr dünn. Aber bei der Färbung mit van-Gieson-Mischung treten nicht nur die Fäden und die äußere Sinusmembran deutlicher hervor, sondern es läßt sich auch die intensiv rot gefärbte Innenmembran, die das Darmepithel und seine Vorwerke in den Lakunen überkleidet, überallhin verfolgen; von ihr gehen die Fäden ab, nicht von den darunterliegenden Basalzellen. Nach Vejdovsky (l. c.) färben sich zwar bei dieser Methode bisweilen auch Muskelelemente gerade so deutlich rot wie Membranen. Wie man sich leicht an Hand von anders gefärbten Präparaten (z. B. mit Eisenhämatoxylin) überzeugen kann, trifft das für Owenia nicht zu.

Was die Sinusmuskulatur anbetrifft, so mag hier erwähnt sein, daß die Längsmuskelschicht an Ausdehnung gewonnen hat; sie steigt nämlich hier zu beiden Seiten bis gegen die Mitte des Darmrohres in die Höhe.

Die äußere Sinuswand ist im ganzen hinteren Körperabschnitt von einem blasigen, kernlosen Belag überdeckt (Fig. 41, 43, 45 *pp*). Die dünnwandigen Blasen sind gewöhnlich rundlich und scheinen sich gegenseitig in ihrer Gestalt nur wenig zu beeinflussen. An Stellen, wo mehrere Blasen zusammenstoßen, sind manchmal noch Lückenräume zwischen ihnen offen. In dem ganz hellen durchsichtigen Inhalt zeigen sich selten undeutliche Reste von Granulationen. Der Oberfläche dieser unregelmäßigen wabigen Schicht sind hin und wieder noch deutlich als Cölomocyten erkennbare Zellen angelagert (Fig. 44 *cc*). Weiter im Innern lassen sich auch oft Stadien beobachten, wie sie unter den frei im Cölom flottierenden Lymphocyten vorkommen. Stellenweise ist das blasige Gewebe durch einen körnigen kernlosen Belag ersetzt (Fig. 42 *pl.B*). Hören wir, was v. Drasche über dieses Gewebe sagt: „Es (blasenförmiges Bindegewebe) bedeckt sowohl die Längsmuskulatur als die Mesenterien und die Blutgefäße, die schlauchförmigen Drüsen erhalten indes keinen Ueberzug von diesem Gewebe, auch wird dasselbe im Thorax nach vorne immer spärlicher und verschwindet in der Nähe der Kiemen gänzlich. Nach meinen Beobachtungen ist es nun dieses Gewebe und nicht die Wand des Bauchgefäßes, welches die Geschlechtsprodukte erzeugt.“

Ich habe diesen Belag niemals in solcher Ausdehnung vorgefunden. Aber dennoch zweifle ich gar nicht an der Richtigkeit dieser Beobachtung v. Drasches, weil eine große Unregelmäßigkeit sowohl in der Ausbildung als in der Ausdehnung diesem Belag eigen zu sein scheint.

Aus folgenden Ueberlegungen geht hervor, daß es sich wahrscheinlich bei diesem blasigen Gewebe gar nicht um ein Peritoneum handelt.

Wenn auch v. DRASCHE (Taf. II, Fig. 15) an der Peripherie der Blasen kleine Kerne beobachten konnte, so ist dennoch der Unterschied gegenüber den Keimzellen ein so großer, daß es unmöglich angeht, sie mit ihnen in einen Tiegel zu werfen. v. DRASCHE gibt das auch zu, wenn er kurz nach der Stelle, die ich oben angeführt habe, folgendes sagt: „Bei gut gelungenen Querschnitten sieht man jedoch, daß in dem das ventrale Mesenterium bekleidenden blasigen Bindegewebe eigentümliche große, gut tingierbare Zellkerne liegen, welche nichts gemein haben mit den kleinen Kernen des ursprünglichen Gewebes.“ Das blasige Bindegewebe auf dem ventralen Mesenterium ist aber nichts anderes als das Gonothel, also das Peritoneum ursprünglichster Form.

Wie ich schon angedeutet habe, ist die Ausbildung des Belages äußerst wechselnd, bald mächtig, bald vollständig fehlend, bald ein wabiges Maschenwerk, bald ein körniger Belag. Dasselbe proteusartige Verhalten zeigt sich auch im Vorkommen.

Daß an Stellen, wo mehrere Blasen zusammenstoßen, Lückenräume offen bleiben können, scheint dafür zu sprechen, daß die Blasen nicht als Vakuolen in einer kompakten plasmatischen Masse aufgetreten sind, sondern sich an sekundärer Lagerstätte befinden.

Wie ist denn nun diese Schicht zu deuten? Wie ich schon habe durchblicken lassen, bin ich der Meinung, daß sich die Lymphocyten, die schon bei ihrer Entstehung deutliche Anzeichen von Senilität verraten, an die äußere Sinuswand anlagern und dann vollständig zu Blasen degenerieren. Zur Stütze dieser Ansicht kann ich folgende Tatsachen ins Feld führen:

Lymphocyten fehlen bei den meisten von mir untersuchten Individuen, aber der blasige Belag ist bei allen, wenigstens im hintersten Körperteil, wenn auch oft unregelmäßig und ungleichmäßig, ausgebildet. Bei dem Individuum aber, wo die Lymphocytenbildung erst im Gange war, fehlt er noch fast vollständig; dafür liegen einzelne Lymphzellen am Darm, ähnlich wie in Fig. 45 bei *pp*.

An der Oberfläche des Belages sind bisweilen Zellen angelagert, die noch deutlich an Cölomocyten erinnern (Fig. 43 *cc*). Im Innern zeigen sich ähnliche Uebergangsstadien zur endgültigen Blasenform, wie sie auch unter den freien Lymphocyten vorkommen.

Wenn nun auch diese Schlüsse, wie sie sich aus der Deutung der mikroskopischen Bilder ergeben, keineswegs die direkte Beobachtung der Vorgänge am lebenden Tiere ersetzen können, so geht doch sicher so viel daraus hervor, daß zu einer bestimmten Zeit Lymphzellen gebildet werden, daß sie aber bei den meisten (ausgewachsenen?) Individuen vollständig fehlen (vielleicht nur scheinbar) und daß das blasige Bindegewebe kein Peritoneum sein dürfte.

Ventrale im Abdomen.

Das Bauchgefäß, das bis zum hintersten Ende erhalten ist, imponiert als Spaltraum zwischen den Mesenterienblättern. Diese, seine Seitenwände, gehen meist direkt in die äußere Sinuswand über; sie zeigen daher auch ganz denselben Bau wie die Sinuswand, nur scheint die Muskulatur weniger regelmäßig angeordnet (Fig. 40 *rm*). An einigen Stellen, vor allem deutlich in der Nachbarschaft des 3. Septums, sind die Mesenterienblätter zunächst unter dem Darm verschmolzen und ein Teil der Ringmuskelzellen durchbricht dann das Mesenterium (Fig. 32 und 39).

Der Gefäßraum ist gewöhnlich schmal spaltförmig (Fig. 25, 30), nur im hintersten Körperteil, wo die Darmwand nahe an das Integument herantritt, wird er flacher (Fig. 41, 45). Im vorderen Abschnitt des Abdomens, wo auf dem ventralen Mesenterium das Gonothel entwickelt ist, trägt das Ventrale auf beiden Seiten eine große Zahl (nach Claparède in den längsten Segmenten jederseits bis 35) von birn- oder sackförmigen Ausstülpungen (Fig. 25, 29, 39, 40). Auf der Außenwand dieser Ampullen *(amp)* geht die Bildung der Geschlechtszellen am intensivsten vor sich (Fig. 40, 46). Zu innerst, der Muskulatur der Ampullenwand aufliegend, breitet sich bei weiblichen Tieren eine grobkörnige Protoplasmazone mit großen, kugeligen, chromatinreichen Kernen aus. Je weiter wir uns vom Gefäß entfernen, desto mehr schwellen die sich entwickelnden Keimzellen an und in dem Maße, wie sie dicker werden und ein wenig auseinanderrücken, zeigt sich immer deutlicher am Umfang jeder einzelnen Zelle eine feine plasmatische Hülle mit ganz flachen kleinen Kernen *(hz)*.

v. Drasche hat rhythmische Kontraktionen der Ampullen wahrgenommen. Obwohl ich selbst diese Beobachtung nicht machen konnte, zweifle ich keineswegs daran, daß sich die Ampullen zusammenziehen können und auch wirklich kontrahieren; sie haben

ja muskulöse Wandungen. Aber ich frage mich, ob diese Bewegung wirklich eine so regelmäßige sei oder ob nicht vielmehr die Kontraktionen in erster Linie nutritive Bedeutung haben und zugunsten des Gonothels, vielleicht mit größeren Zeitintervallen, ausgeführt werden. Es sind namentlich zwei Momente, die diesen Zweifel in mir genährt haben: 1) Die Ampullen sind gerade nur in der Genitalregion des Körpers entwickelt. 2) Sie scheinen mir zur Zeit, wenn sich das Keimlager in reger Tätigkeit befindet und manchmal die ganze Leibeshöhle ausfüllt, recht ungeeignet, rhythmische Kontraktionen auszuführen.

Inhalt der Gefäße.

Die Blutflüssigkeit ist rötlichgelb gefärbt.

Die farblosen Hämocyten sind kugelig oder linsenförmig mit ziemlich großem, rundem, gewöhnlich etwas exzentrisch liegendem Kern (Fig. 29 *haec*). Nur selten treten Kerne auf, die in ihrer Gestalt denen der Lymphocyten ähneln. Ein Bildungsherd für Blutzellen fehlt beim ausgewachsenen Individuum. Mitosen von Hämocyten (Fig. 26), die aber nur außerordentlich selten zu beobachten sind, weisen darauf hin, daß sie sich durch Teilung vermehren können.

Was die Verteilung der Blutzellen anbelangt, so ist zu bemerken, daß sie sich in größter Zahl in den Aussackungen des Ventrale aufhalten (Fig. 29 *amp*). In den übrigen Gefäßen und im Sinus sind sie seltener; im Sinus finden sie sich besonders an Stellen, wo viele Fäden ausgebildet sind (Fig. 27). Die meisten liegen den Gefäßwänden an.

In einem Falle habe ich im Sinus eine Sporenkapsel beobachtet.

Zirkulation.

Durch die antiperistaltischen Kontraktionen der Sinuswand wird das Blut nach vorne durch die Darmgefäße in die Kiemenstämme und in das Gefäßnetz der Kiemen geworfen. In ihm stagniert die Blutflüssigkeit einen Augenblick und wird dann durch die Kontraktion der Kiemengefäße selbst zurückgetrieben. Bis zum 1. Dissepiment zurück muß sie nun denselben Weg benutzen, der vom Sinusblut in entgegengesetzter Richtung durchströmt wird.

Es tritt aus diesem Grunde vor allem in den Kiemenstämmen eine Mischung des venösen Blutes, das vom Sinus herkommt, mit dem arteriellen, welches die Kiemen verlassen hat, ein.

Ganz ähnliche Verhältnisse in dieser Hinsicht kommen bei den Serpuliden vor, die den Oweniaden auch sonst in manchen Punkten nahe stehen. Ich möchte nur auf die große Ausdehnung des Darmblutsinus und ferner auf die Tatsache hinweisen, daß sämtliche Teile des Blutgefäßapparates muskulös entwickelt sind, eine Erscheinung, die mit der eigenartigen Zirkulation zusammenhängen dürfte.

Homogene Membranen.

Alle homogenen Bildungen im Körper von Owenia hängen miteinander zusammen. Es gehören dazu neben der inneren und der äußeren Sinusmembran die Mesenterien, die Septen, die äußere Grenzmembran, dann auch die innerste Schicht der Gefäße, ihre Intima. Es ist zum wenigsten wahrscheinlich, daß auch alle diese Bildungen auf ein und dieselbe Weise entstanden seien.

Fassen wir alle diese Bildungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zusammen, so können wir sagen: sie sind entwickelt

1) um das entodermale Darmrohr herum,

2) rings um die Mesodermblasen,

also in der primären Leibeshöhle, vorzüglich an ihren Grenzen.

Die äußere Grenzmembran besteht nach Ogneff (l. c.) aus unverzweigten Fibrillen, die durch spärliche homogene Substanz zusammengehalten werden. Da alle membranösen Bildungen des Körpers ineinander übergehen, dürfen wir annehmen, daß auch die übrigen Bestandteile denselben Bau zeigen; dafür spricht wenigstens die Schichtung oder Streifung, die man an der inneren Sinusmembran erkennen kann.

In den homogenen Bildungen können Muskelfasern eingeschlossen sein (Fäden im vordersten Sinusteil; Darmmuskulatur im Thorax).

In den Membranen treten Blutgefäße auf (dorsale Mesenterienlamellen und Seitenwand des V. ventrale im Thorax).

Daß wir es nicht mit Bildungen zu haben, die nach Art einer Cuticula an der Basis eines Epithels (Basalmembran) entstanden sind, dafür spricht neben den eben erwähnten Beobachtungen vor allem der Umstand, daß in den Membranen Kerne vorkommen

können. Wenn sie auch ungeheuer selten sind, wie das für Owenia zutrifft, so deckt eben doch ihre Anwesenheit die ursprünglich zellige Natur der membranösen Bildungen auf.

Die homogenen Membranen sind also wahrscheinlich aus dem Zellenmaterial der primären Leibeshöhle, aus primärem Mesenchym, entstanden. Sie sind eine Modifikation von Bindegewebe, „verdichtetes Bindegewebe", in dem der zellige Charakter fast vollständig verwischt ist. Sie zeigen ja auch die Farbreaktion des Bindegewebes (v. GIESON-Lösung).

Wofür demnach die Bluträume zu halten sind, geht aus dem Vorangegangenen deutlich hervor: Es sind Lückenräume im Bindegewebe. Die Wandung der Gefäße besteht aus einer inneren bindegewebigen Schicht, der Intima, und einer äußeren cölomatischer Natur, die Ringmuskellage. Die Verhältnisse im Thorax wären dann natürlich so zu deuten, daß die Darmmuskulatur zwischen den beiden Membranen mesenchymatischen Ursprungs wäre, und die der Gefäßmembran außen anliegende Muskelbekleidung die viscerale Wand der Cölomblasen verkörpern würde.

Sehen wir nun zu, wie sich Owenia gegenüber den beiden neueren Richtungen in der Frage nach der morphologischen Bedeutung des Hämocöls verhält:

Nach LANG (l. c.) liegt der Sinus zwischen Darmepithel und Splanchnopleura; beide bilden gegen die primäre Leibeshöhle hin Basalmembranen. Die Gefäße besitzen keine Eigenwandung; diese ist vielmehr rein cölomatischer Natur.

Ich habe schon alle Beweggründe vorgeführt, die mich dazu zwingen, die Basalmembranen als Bindegewebe anzusprechen. Ich glaube daher auf weitere Erörterungen verzichten zu dürfen, da sie einer Wiederholung von schon Gesagtem gleich kämen.

SPENGEL (58) hat versucht, den Begriff der Basalmembran wenigstens für die Enteropneusten durch den der Grenzmembran zu ersetzen, um das Auftreten von Blutgefäßen in ihr erklären zu können. (Ich möchte hier einschieben, daß ich den Ausdruck „Grenzmembran" lediglich in dem Sinne gebraucht habe, der im Worte liegt, ohne irgendwie ihre Entstehung zu berücksichtigen; nämlich eine Membran an der Grenze von zwei Geweben.) Die Grenzmembran SPENGELS ist nichts anderes als eine doppelgesichtige Basalmembran: sie schließt daher das Vorhandensein von Muskelfasern oder von Kernen aus.

Wie ich schon einmal angeführt habe, entsteht nach VEJDOVSKY (l. c.) der Darmblutsinus so, daß sich die äußere Sinusmembran,

die nach Art einer Basalmembran vom Darmepithel abgesondert wird, infolge von Blutansammlungen zwischen ihr und dem Epithel von der Darmwand abhebt. Die Fäden sind Fortsätze von Basalzellen, die an der Membran haften bleiben. Eine Gefäßintima gibt es nicht.

Bei Owenia ist nun zweifellos eine Gefäßintima vorhanden. Sie etwa als stark entwickelte Intermuskulärsubstanz hinzustellen, geht nicht wohl an; erstens weil sie durch Fäden mit den homogenen Membranen in Verbindung steht; zweitens, weil Bildungen ganz gleicher Art sich an Stellen vorfinden, wo keine Muskulatur ausgebildet ist: Ich meine die innere Sinusmembran, die viel stärker entwickelt ist als die äußere. Für sie ist in der Theorie Vejdovskys kein Platz. Von ihr gehen die Fäden aus, gerade so häufig von Stellen, wo keine Basalzellen vorkommen, wie von solchen, wo sie sich finden. Die Fäden zeigen dieselben Reaktionen wie die Membranen; es sind also nicht Zellfortsätze plasmatischer Natur.

Sehen wir aber einmal von diesen Schwierigkeiten ab! Da die äußere Sinuswand ein Produkt des Entoderms ist und direkt in die Septen, diese wieder in die äußere Grenzmembran übergehen, so müßten doch alle diese homogenen Membranen wahrscheinlich entodermaler Herkunft sein und könnten nicht wohl anders entstehen als aus ausgewanderten Zellen des Darmepithels. Dann wäre der viscerale Abschnitt der Membran, die die Cölomblasen umhüllt, ein Abscheidungsprodukt, die übrigen Teile zelligen Ursprungs. Wir wissen aber, daß das Entoderm gewöhnlich nicht den geringsten Anteil an der Mesenchymbildung nimmt.

Ein ähnliches Verhalten in Bezug auf die homogenen Membranen wie bei Owenia ist auch bei vielen anderen Chätopoden festgestellt. Ich kann es mir erlassen, hier auf Einzelheiten einzutreten, da ja die einschlägige Literatur bei Lang (l. c.) zusammengestellt ist; aber ich möchte doch einige Formen erwähnen:

Bei vielen Serpuliden, z. B. Protula, Pomatoceros, liegt der Sinus zwischen zwei Membranen, die durch Fäden miteinander in Verbindung stehen. Bei anderen kommen nach Claparède kernhaltige Verbindungsstränge vor. Ein gleiches Verhalten zeigt Ophelia radiata (Schaeppi, 54). Bei den Ampharetinen sind nach Fauvel (17) Darmepithel und Muskelschicht verbunden durch „de rares et minces tractus conjonctifs“.

Unter den Oligochäten will ich nur an Branchiobdella erinnern, wo nach Voigt (62) der Sinus zwischen einer inneren, kernhaltigen und einer äußeren, kernlosen Membran liegt, die durch spärlich

verteilte Bindegewebsfasern verbunden sind. Nach neueren Untersuchungen freilich sind die Verhältnisse anders zu deuten (Bilek, 4).

Unter den Verwandten der Anneliden möchte ich die Brachiopoden hervorheben (Blochmann, 5), bei denen die größte Masse in den Wandungen der Hauptgefäße aus einer mächtig entwickelten bindegewebigen Stützsubstanz besteht, in welcher noch Zellen vorhanden sein können.

Zusammenfassung.

Die Körperwand besteht aus folgenden Schichten:

1) Körperepithel.

2) Bindegewebige Grenzmembran (Ringmuskulatur im Thorax).

3) Längsmuskelschicht aus langgestreckten, bandförmigen, an beiden Enden zugespitzten Muskelzellen. Der Zelleib ist in Markraum und kontraktile Rinde differenziert. In der kontraktilen Rinde verlaufen in Spiralen die Fibrillensäulchen. Der kleine plättchenförmige Kern ist der Zelle außerhalb der kontraktilen Rinde dicht angepreßt.

4) Peritoneum, drüsig entwickelt und je nach dem Funktionszustand von sehr verschiedenem Aussehen. Bei minimaler Entwickelung sitzen die höckerförmigen Zellen dichtgedrängt den innersten Muskelfasern auf. Kern meist kugelig. In die Muskulatur hinein gehen von den Peritonealzellen verzweigte plasmatische Fortsätze, die sich an die Muskelzellen ansetzen. Sie bilden mit einzelnen verästelten, zwischen den Muskelbändern vorkommenden Peritonealzellen ein reiches Netzwerk, in dem die Muskelfasern aufgehängt sind. Zu einer bestimmten Zeit bilden sich Lymphocyten; sie fehlen aber den meisten (ausgewachsenen?) Individuen.

Blutgefäßsystem.

Die Gefäße zeigen alle ein und denselben Bau: Die Wandung besteht aus einer bindegewebigen Intima und einer Ringmuskellage.

Der Sinus liegt zwischen Darmepithel und Ringmuskulatur und ist von bindegewebigen Membranen ausgekleidet, die durch Fäden verbunden sind. Die Längsmuskulatur der äußeren Sinuswand ist stark rückgebildet. Die Sinusmuskulatur ist wie diejenige der Gefäße quergestreift. In einem kurzen Gürtel vor dem 3. Septum zeigt sie eine abweichende Beschaffenheit.

Das Peritoneum der Splanchnopleura ist nur an zwei Stellen nach Art eines Epithels ausgebildet:

1) auf der Muskulatur der Gefäßmembran vor dem 2. Dissepiment;

2) als Gonothel auf dem neuralen Mesenterium in der Genitalregion.

Sonst ist es auf wenige Kerne reduziert, die der Muskelschicht aufliegen. Das „blasige Bindegewebe“ ist kein Peritoneum, es entsteht vielleicht durch Anlagerung von degenerierten Lymphocyten.

In der rötlichgelben Blutflüssigkeit flottieren Blutzellen. Sie vermehren sich spärlich durch Teilung.

Zum Schlusse möchte ich meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. A. Lang und Herrn Prof. K. Hescheler den innigsten Dank aussprechen für das Interesse, das sie für meine Arbeit gezeigt haben und die Ratschläge, die sie mir zuteil werden ließen.

Literaturverzeichnis.

1) Apáthy, Est., Nach welcher Richtung soll die Nervenlehre reformiert werden? Biol. Centralbl., Bd. IX, 1890.
2) Benham, W. B., „Polychaeta". The Cambridge Nat. Hist., 1896.
3) Lo Bianco, Gli Annelidi Tubicoli del golfo di Napoli. Atti dell'Acad. delle Sc. di Nap., 2e ser., Vol. V, 1893.
4) Bilek, Fr., Ueber den feineren Bau des Gefäßsystems von Branchiobdella, Prag 1908.
5) Blochmann, Fr., Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, Jena 1892.
6) Brasil, L., Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides Polychètes. Arch. de Zool. expér. et gén., 4e Sér., T. II, 1904.
7) Cerfontaine, P., Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. Arch. de Biol., T. X, 1890.
8) Delle Chiaje, Descrizione e Notomia, Tav. 175, Fig. 1—6, 1842.
9) Claparède, L., Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, T. XX, 1870.
10) — Recherches sur la structure des Annélides Sedentaires. Ebenda, T. XXII, 1873.
11) Cunningham and Ramage, Polychaeta sedentaria of the Firth of Forth. Trans. Roy. Soc. Edinburg, Vol. XXXIII, 1888.
12) v. Drasche, Beiträge zur feineren Anatomie der Polychäten, Wien (Gerolds Söhne) 1885.
13) Ehlers, E., Die Polychäten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. Berlin 1901.
14) Eisig, H., Die Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. XVI, 1887.
15) Emery, C., Intorno alla muscolatura liscia e striata della Nephthys scolopendroides D. Ch. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel, Bd. VII, 1887.
16) Engelmann, Th., Ueber den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen. Pflüg. Arch., Bd. XXV, 1881.
17) Fauvel, P., Recherches sur les Amphàrétiens, Annélides polychètes sédentaires, morphologie, anatomie, histologie, physiologie. Bull. Sc. France Belgique, T. XXX, 1897.
18) Fernandez, M., Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXXIX, 1904.
19) Fraipont, J., Le genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. XII—XIV, 1887.

20) Gilson, G., Les glandes filières de l'Owenia fusiformis. La Cellule, T. X, 1893.
21) — The Nephridial Duct of Owenia. Anat. Anz., Bd. X, No. 6, 1894.
22) — On the Septal Organs of Owenia fusiformis. Rep. Meet. Brit. Ass. Ipswich, 1895.
23) — Les organes septaux de l'Owenia. C. R. 3. Congr. Internat. Zool. Leyde, 1896.
24) — Les valves septales de l'Owenia. La Cellule, T. XII, 1897.
25) — Cellules musculo-glandulaires de l'Owenia. Ebenda, T. XIV, 1898.
26) Gravier, Ch., Sur l'Owenia fusiformis D. Ch. et sa distribution géographique. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1906.
27) Grube, Ammochares Ottonis. Arch. f. Naturg., Bd. XII, 1846.
28) — Ed., Annulata Semperiana. Mém. de l'Acad. impér. des Sc. de St. Petersbourg, T. XXV, No. 8, 1878.
29) Häcker, V., Die pelagischen Polychäten- und Achätenlarven der Planktonexpedition. Ergebn. d. Planktonexp. der Humboldtstiftung, Bd. II, 1898.
30) Heidenhain, M., Struktur der kontraktilen Materie. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. X, 1900.
31) Hempelmann, Fr., Zur Morphologie von Polygordius lacteus Schn. und Pol. triestinus Woltereck. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXIV, 1906.
32) Hesse, Rich., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Tübing. zool. Arb., Bd. I, 1894.
33) Intosh, Mc W. C., On the structure of the British Nemerteans and some new British Annelids. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXV, 1868.
34) — Report on the Scientific Results of the exploring voyage of H. M. S. Challenger, Annelida Polychaeta, Vol. XII, 1885.
35) Ivanov, P., Regeneration der Körperenden bei Spirographis Spallanzanii. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCI, 1908.
36) Knoll, Ph., Ueber protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. kais. Akad. in Wien, Bd. LVIII, 1892.
37) Kölliker, A., Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Würzburg. Naturw. Zeitschr., Bd. V, 1864.
38) Künstler, J. et Gruvel, A., Sur quelques formations particulières de la cavité générale des Ophélies. Arch. d'Anat. microsc., T. II, Fasc. III, 1890.
39) Lang, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Jena 1903.
40) Malmgren, Annulata polychaeta Spetsbergiae, Gronlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Oefvers. af K. Vet. Akad. Förh., No. 4, 1867.
41) Marceau, F., Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques. Arch. d'Anat. microsc., T. XII, 1905.

42) Marceau, F., Recherches sur la structure des muscles du manteau des Céphalopodes par rapport avec leur mode de contraction. Bull. Stat. biol. d'Arcachon, 8. Ann., 1904/05.
43) Marion, A. F., Sur les Annélides de Marseille. Rev. des Sc. nat. Montpellier, T. IV, 1875.
44) Metschnikoff, Ueber die Metamorphose einiger Seetiere (Mitraria). Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXI, 1871.
45) Meyer, Ed., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel, Bd. VII, 1887.
46) — Studien über den Körperbau der Anneliden. Ebenda, Bd. XIV, 1901.
47) Michaelsen, W., Die Polychätenfauna der deutschen Meere. Wissensch. Untersuchungen, herausgeg. v. d. Komm. z. Unters. d. deutsch. Meere in Kiel und der biol. Anstalt auf Helgoland. Neue Folge Bd. II, Heft 1, 1897.
48) Müller, Fr., Ammochares aus Brasilien. Arch. f. Naturgesch., Bd. XXIV, 1855.
49) Ogneff, Prof. Gilsons Cellules musculo-glandulaires. Biolog. Centralbl., Bd. XIX, 1899.
50) Perrier, E., Traité de Zool., Vers et Mollusques, 1897.
51) Retzius, G., Ueber Muskelzellen an den Blutgefäßen von Polychäten. Biol. Untersuch. N. F. Bd. XII, 1905.
52) Rhode, Muskulatur der Chätopoden. Zoolog. Beiträge von Dr. A. Schneider, Bd. I, Heft 3, 1885.
53) De Saint Joseph, Les Annélides Polychètes des côtes de la France. Ann. d. Sc. nat. Zool., 8e sér., T. V, 1898.
54) Schaeppi, Th., Das Chloragogen von Ophelia radiata. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXVIII, 1894.
55) Schneider, C., Histologisches Praktikum der Tiere, Jena 1908.
56) Schwalbe, G., Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Tiere. Schultzes Arch., Bd. V, 1869.
57) Soulier, Etudes sur quelques points de l'Anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette, Montpellier 1891.
58) Spengel, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresteile. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. XVIII, 1893.
59) Ude, H., Rückenporen der terricolen Oligochäten. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XLIII, 1886.
60) Vejdovsky, F., Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXXII, 1902.
61) — Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie. Ebenda, Bd. LXXXV, 1905.
62) Voigt, W., Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arb. Inst. Würzburg, Bd. VIII, 1888.
63) Watson, A., On the Structure and Habits of the Polychets of the family Ammocharidae. Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. XXVIII, 1901.

Erklärung der Tafeln.

Bezeichnungen; für alle Figuren gültig.

amp Ampullen des V. ventrale
b Borste
bb Borstenbündel
bw Borstenwulst
cc Lymphocyten
cy Cyste
d Darmepithel
dr fadenförmige Drüsen
ddr Drüsen des Darmepithels
ers Ersatzzellen des Darmepithels
f Fäden aus homogener Substanz
fi Muskelfibrillen
fz Zellen des Borstenfollikels
gr granulierte Sekrethaufen
haec Hämocyt
hm homogene Membranen bindegewebiger Natur
hmv Gefäßmembran im Thorax
hs unvollständiges Horizontalseptum vor dem 1. Dissepiment
hz Follikelzellen des Gonothels
k Kern
ke Körperepithel
kie Kiemen
kk Kernkörperchen
kl Kopflappen
kr Kragenfalte
kst Kiemenstämme
lm Längsmuskulatur
lp Lippenorgan
mes Mesenterium
mk Kern einer Muskelzelle
mv Gefäßmuskulatur
mz Muskelzelle
mspo Muskulatur der Septalporen
n Teile des Nervensystems
ov Eizelle
p Peritoneum
pk Kern einer Peritonealzelle
plb körniger Belag auf der äußern Sinuswand
plr plasmatische Randverdickung der Muskelzellen
pn plasmatisches Netz in der Muskulatur
po Porus des Kopflappens
pp blasiges Bindegewebe (von Drasche)
pz Peritonealzelle
rm Ringmuskulatur
s^2 2. Septum
si Sinusraum
s^2po Septalporen des 2. Dissepiments
te Epidermiseinstülpungen (Tubes epidermiques, Gilson)
v Gefäß
vbr Kiemengefäß
vd V. dorsale
vin Darmgefäße (Thorax)
vv V. ventrale
wz parasitische Einzeller im Darmepithel
[4] rudimentäres 4. Segment.

Tafel 15.

Fig. 1. Medianschnitt durch das Vorderende. Sublimat. Hämatox.-Ehrl. Eosin. Vergr. 44.

Fig. 2. Vom Peritoneum sich loslösende Lymphocyten; hinterste Segmente. Subl. Hämatox.-Ehrl. Gieson. Vergr. 240.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Körperwand; 7. Segment. Kaliumbichr.-Essigs. Hämalaun. Vergr. 183.

Fig. 4. Längsmuskulatur mit dem plasmatischen Netz. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 883.

Fig. 5. Stück einer Muskelzelle mit Kern. Kaliumbichr.-Essigs. Hämal. Vergr. 1216.

Fig. 6. Querschnitte durch Längsmuskelzellen, zum Teil mit Kernen. Cyste. Subl. Hämatox.-Ehrl. Eosin. Vergr. 990.

Fig. 7. Darmwand und Sinus; 6. Segment. Kaliumbichromat-Essigs. Hämal. Vergr. 560.

Fig. 8. Peritoneum bei minimaler Entwickelung; 7. Segment. Kaliumbichr.-Essigs. Eisenhämatox. Vergr. 800.

Fig. 9. Längsmuskelschicht auf dem Querschnitt; wenig entwickeltes Peritoneum. Subl. Hämal. Eosin. Vergr. 260.

Tafel 16.

Fig. 10. 5.+6. (überzähliges) Septum, Frontalschnitt. Kaliumbichr.-Essigs. Hämal. Eosin. Vergr. 65.

Fig. 11. Querschnitt von einem Kiemenlappen. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 180.

Fig. 12. Integument mit Gefäß auf dem Horizontalseptum; hinterste Kiemengegend. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 280.

Fig. 13. Querschnitt durch die hinterste Kiemenregion. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 84.

Fig. 14. Dasselbe, aber etwas näher am 1. Septum. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 65.

Fig. 15. Medianschnitt durch das Vorderende; seitlich der Mittellinie. (Kopflappen unten.) Müllersche Fl. Hämatox.-Ehrl. Vergr. 41.

Fig. 16. Frontalschnitt, 1. Septum. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 57.

Tafel 17.

Fig. 17. Querschnitt direkt vor dem 1. Septum. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 60.

Fig. 18. Querschnitt hinter dem 1. Septum. Subl. Eisenhäm. Vergr. 69.

Fig. 19. Querschnitt etwas weiter kaudalwärts. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 66.

Fig. 20. Querschnitt etwas weiter kaudalswärts als Fig. 19. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 68.

Fig. 21. Querschnitt etwas weiter kaudalwärts als Fig. 20. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 69.

Fig. 22. Querschnitt durch den Thorax. (Es sind nur die Grenzen der Längsmuskulatur eingezeichnet.) Subl. Eisenhämatox. Vergr. 51.

Fig. 23. V. ventrale im Thorax; Querschnitt. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 180.

Fig. 24. V. dorsale im Thorax; Querschnitt. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 185.

Fig. 25. Querschnitt aus dem 6. Segment. Subl. Hämal. Eosin. Vergr. 55.

Fig. 26. Sinus mit Hämocyt in Mitose; 6. Segment. Subl. Hämal. Eosin. Vergr. 1160.

Tafel 18.

Fig. 27. Sinusanfang und 2. Septum; Frontalschnitt (nur die eine Hälfte dargestellt). Subl. Hämal. Eosin. Vergr. 207.

Fig. 28. Darmgefäße im Thorax. Subl. Eisenhäm. Vergr. 188.

Fig. 29. Neurales Mesenterium und Ampulle. Kaliumbichr.-Essigs. Hämal. Vergr. 220.

Fig. 30. Tangentialschnitt an die äußere Sinuswand (neural). Kaliumbichr. Eisenhämatox. Vergr. 325.

Fig. 31. Querschnitt an der Segmentgrenze 3/[4]. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 90.

Fig. 32. Tangentialschnitt an den neuralen Teil des Darmes (proximaler Teil des Mesenteriums). Kaliumbichr. Eisenhämatox. Vergr. 182.

Fig. 33. 3. Septum; Frontalschnitt. Subl. Hämatox.-Ehrl. Gieson. Vergr. 190.

Fig. 34. Borstenbündel im Thorax; Längsschnitt. Subl. Hämal. Eosin. Vergr. 113.

Tafel 19.

Fig. 35. Muskulatur der Sinuswand vor dem 3. Septum (aus einem Längsschnitt). Subl. Hämatox.-Ehrl. Eosin. Vergr. 595.

Fig. 36. Darmepithel und Sinus mit Faden; Querschnitt. Subl. Hämatox.-Ehrl. Eosin. Vergr. 88.

Fig. 37. Neuraler Teil des Darmes und Ventrale vor dem 3. Septum; Querschnitt. Kaliumbichr. Hämal. Eosin. Vergr. 191.

Fig. 38. Muskulatur des Sinus vor dem 3. Septum. Müllersche Fl. Hämal. Vergr. 880.

Fig. 39. Querschnitt aus dem vordersten Teil des 7. Segments. Subl. Hämatox.-Ehrl. Eosin. Vergr. 32.

Fig. 40. Ventrale mit den Ampullen und Gonothel; Frontalschnitt. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 94.

Tafel 20.

Fig. 41. Querschnitt durch eines der hintersten Segmente. Flemmingsche Fl. Safranin. Vergr. 90.

Fig. 42. Darmepithel und Sinus in einem der jüngsten Somiten. Flemmingsche Fl. Safranin. Vergr. 795.

Fig. 43. Darmwand mit dem blasigen Bindegewebe (Peritoneum nach Drasche). Flemmingsche Fl. Safranin. Vergr. 169.

Fig. 44. Darm und Sinus im hinteren Körperdrittel. Subl. Eisenhämatox. Vergr. 90.

Fig. 45. Querschnitt direkt vor dem hintersten Ende. Flemmingsche Fl. Safranin. Vergr. 116.

Fig. 46. Ventrale mit Gonothel. Subl. Hämatox.-Ehrl. Eosin. Vergr. 186.

Die Zeichnungen sind alle mit Leitz-Objektiven (die stärkeren Vergrößerungen mit Apochromaten) und dem großen Zeißschen Zeichenapparat (Abbe) entworfen.

Die Organogenese des Cölomsystems und der zentralen Blutgefässe von Loligo.

Kritische Darstellung nach eigenen Untersuchungen.

Von

Adolf Naef, Zürich.

Hierzu Tafel 21—23 und 14 Figuren im Text.

Vorwort.

Die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden begonnen während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel im Frühjahr 1908. Die außerordentlich günstigen Bedingungen daselbst erlaubten mir, neben anderen Arbeiten ein ausreichendes Material für die Organogenese von Loligo vulgaris zu sammeln. In Neapel beschränkte ich mich auf das Studium der lebenden Embryonen, ihre Auswahl und Konservierung. Die weitere Verarbeitung konnte dann in verhältnismäßig kurzer Zeit im zoologischen Institut der Universität Zürich ausgeführt werden.

An dieser Stelle möchte ich allen, die mich bei meiner Arbeit gefördert haben, meinen herzlichen Dank aussprechen.

Dies gilt vor allem meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Lang, der mir durch seine Verwendung den Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel ermöglichte, und Herrn Prof. Hescheler, der mir mit seinen besonderen einschlägigen Kenntnissen stets gerne ausgeholfen und mir auch für das Technische manchen guten Rat erteilt hat. Auch will ich nicht versäumen, Herrn Dr. Lo Bianco für seine Bemühungen bei der Beschaffung alles gewünschten Materials zu danken.

Einleitung.

Seit einigen Jahren bin ich mit Untersuchungen über die Entwickelung des Perikardialkomplexes verschiedener Mollusken, speziell Gastropoden, beschäftigt. Bei der Vergleichung der Befunde ergaben sich nun außerordentliche Schwierigkeiten, wenn es darauf

ankam, die Verhältnisse von einheitlichen phylogenetisch-morphologischen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Es zeigten sich unüberbrückbare Widersprüche zwischen den Angaben verschiedener Autoren, meinen Beobachtungen und notwendigen prinzipiellen Voraussetzungen. Mir schwebte die Aufgabe vor, die Morphologie und Organogenese des Perikardialkomplexes unter eine Norm zu bringen, was sich aber vorläufig als unmöglich erwies.

Dies liegt vor allem daran, daß manche Gruppen der Mollusken noch völlig ungenügend untersucht sind und auch die Angaben betreffend die übrigen noch in wesentlichen Punkten einer Kritik bedürfen. Das erstere betrifft die Amphineuren, Scaphopoden und Cephalopoden, das letztere die Gastropoden und Lamellibranchier.

Ich wollte nun während meines Aufenthaltes in Neapel ein Material sammeln, das mir erlauben würde, einen Teil dieser Lücken auszufüllen.

Leider erwies es sich als unmöglich, Embryonen von Chitonen zu erhalten, was ich um so mehr bedauerte, weil diese heute als die ursprünglichsten Mollusken angesehen werden müssen.

Dagegen gelang es leicht, Stadien von Prosobranchiern zu bekommen — so von Trochus und Patella. Ein vollständiges Material konnte ich erhalten von Natica josephinia und Calyptraea sinensis.

In der letzten Zeit meines Aufenthaltes bekam ich auch Stadien von Sepia, leider nur ganz junge und ganz alte, die für meine Zwecke nicht dienten, und einige Laiche von Loligo vulgaris, die das Material für diese Untersuchung lieferten.

Material und Untersuchungsmethoden.

Es ist bekannt, daß die Eikapseln von Loligo vulgaris zu ca. 50 in gallertigen Schläuchen abgelegt werden, welche in größerer Zahl, quastenartig zusammengeklebt, an Korallen und anderen frei vorragenden Gegenständen des Meeresgrundes gefunden werden. Ein einziger solcher Laich kann bei vorsichtiger Verwendung ein ausreichendes Material für eine Untersuchung wie die vorliegende abgeben.

In einem Aquarium mit fließendem Meerwasser aufgehängt, entwickeln sich die darin enthaltenen Embryonen ganz normal bis zum Ausschlüpfen. Ich habe in regelmäßigen Abständen einzelne Schläuche abgenommen und die Embryonen fixiert, nachdem sie

mit Nadel und Schere von Gallerte und Kapsel befreit waren. Auf diese Weise war es mir verhältnismäßig leicht, die notwendige Vollständigkeit der Stadien zu erreichen[1]).

Sehr lohnend ist die fortwährende Untersuchung lebender Embryonen. Infolge ihrer Durchsichtigkeit und Zartheit kann man schon an früheren Stadien, besonders aber an mittleren (s. Stadium IV) manche Details des inneren Baues erkennen, namentlich aber einen Ueberblick über die Topographie gewinnen, was bei der Untersuchung von Schnittserien zur Orientierung die besten Dienste leistet. Auch die Tätigkeit des Herzens, der Kiemenherzen, der Chromatophoren kann ausgezeichnet beobachtet werden. Totalpräparate können die Untersuchung des Lebenden auch darum nicht ersetzen, weil die gewünschte Durchsichtigkeit nur auf Kosten der Deutlichkeit zu erreichen ist. Immerhin kann man sich eine Uebersicht der Organisation verschaffen, wenn man ganze Embryonen ungefärbt in Nelkenöl, Zedernöl oder Kanadabalsam betrachtet. Jede Färbung erzeugt nur eine Trübung der Bilder.

Für die Aufbewahrung fertig behandelter Embryonen diente mir Zedernöl, dessen Verwendung sehr empfohlen werden kann. Ich habe darin während drei Jahren aufgehobene Schneckenkeime noch vollkommen brauchbar gefunden.

Das Schneiden der jüngeren Stadien gelang in jeder Schnittdicke bei einfacher Paraffineinbettung, und ich konnte so lückenlose Serien in beliebiger Anzahl herstellen. Bei vorsichtiger Einbettung schnitt sich der Dotter vollkommen mit. Aeltere Stadien, die übrigens wenig in Betracht kamen, bereiteten größere Schwierigkeiten; jedoch gelang es bei einiger Sorgfalt auch da, ohne besondere Hilfsmittel tadellose Serien zu erhalten.

Von dem mittleren Stadium IV, das in den wesentlichen Zügen bei größter Einfachkeit und schematischer Regelmäßigkeit die Topographie des Erwachsenen zeigt und dieselbe noch in manchen Punkten erläutert, habe ich ein Modell in zerlegbaren Platten hergestellt. Taf. 21 zeigt drei dieser Platten je von oben und unten. Die Schnitte sind mit Zeichenapparat nach Oberhäuser in 260-facher Vergrößerung auf Karton von entsprechender Dicke gezeichnet und alle Hohlräume ausgeschnitten. Die Kartons wurden dann nach Richtlinien (Born-Peter) aufeinander gesetzt, das rohe Modell

---

1) Als Fixiermittel haben sich bewährt: Zenkersche Flüssigkeit, Pikrinsalpetersäure und Sublimatessigsäure (5 Proz. S, 5 Proz. E in Aq. mar.).

mit dem Messer etwas geglättet und mit einem Wachsüberzug versehen. Das so hergestellte Modell entspricht vollkommen als positives Abbild dem vergrößerten, in Scheiben zerschnittenen Objekt. — Es versteht sich von selbst, daß durch dasselbe ein viel klareres Verständnis der Topographie erzielt wird, als das Studium von Schnittserien allein ergeben kann.

Die Färbung der Schnitte geschah vorzugsweise so, daß im Stück mit Hämalalaun (nach Mayer) vorgefärbt wurde, während die Schnitte selbst eine Differenzierung und Nachfärbung in Orange G erhielten. Auf diese Weise erhielt ich sehr schön differenzierte Bilder. Zur Kontrolle verwendete ich auch andere Färbungen.

Die Resultate, die ich mit Hilfe des Modells, des Studiums lebender Embryonen, der Totalpräparate und sehr zahlreicher tadelloser Schnittserien erhielt, stehen auf absolut zuverlässiger Grundlage und so hoffe ich durch diese Arbeit unsere Kenntnis von der Organogenese der Cephalopoden wesentlich zu bereichern und in manchen Punkten endgültig zu klären.

Historische Uebersicht.

Von den Autoren, die sich mit der Entwickelung der Cephalopoden befaßt haben, geben drei ausführlichere Darstellungen von der Organogenese des Perikardialkomplexes.

1) Bobretzkis Angaben (Lit.-Verz. No. 1) haben sich im Lauf meiner Untersuchung fast in allen Punkten bestätigt. Dies besagt um so mehr für die Sorgfalt seiner Untersuchung, als er (1877) mit noch sehr unvollkommenen technischen Hilfsmitteln arbeiten mußte und außerdem die Begriffe betreffend die Morphologie der Molluskenorganisation noch wenig geklärt waren. Beide Faktoren machen es leicht verständlich, daß ihm manche interessante Details der Entwickelung entgangen sind und seine Darstellung der Vervollständigung bedarf. Er hat die Bildung des Blutgefäßsystems in ziemlich zusammenhängender Weise verfolgt und namentlich die paarige Anlage des Herzens, des Perikards und der Niere beobachtet. Die nachträgliche Verbindung von Niere und Perikard ist ihm entgangen.

2) Faussek (Lit.-Verz. No. 7) wollte die Arbeit Bobretzkis in diesem Punkte ergänzen, während er sonst kaum etwas Wesentliches zu dessen Ausführungen hinzufügen konnte, wenigstens nicht über die Entwickelung des Perikardialkomplexes. Dies ist ihm

aber nach meinen Erfahrungen in eigentümlicher Weise mißraten. An der Stelle, wo er die renoperikardiale Verbindung beschreibt, liegt dieselbe überhaupt nicht, zweitens ist dieselbe nicht primär, sondern sekundär und wird auf viel späteren Stadien gebildet.

Die Verwertung der mangelhaften Beobachtungen für die sogenannte Nephrocöltheorie kann natürlich nur äußerst ungünstig beurteilt werden, wie dies auch von seiten DISTASOS geschehen ist.

3) DISTASOS (Lit.-Verz. No. 5) Arbeit über die Organogenese von Sepia ist kurz nach Abschluß meiner eigenen Untersuchungen in meine Hände gelangt. Dieselbe beruht auf der geschickten Verarbeitung eines reichlichen und wohlfixierten Materials und könnte abschließend sein, wenn der Autor seinen Blick nicht durch theoretische Spekulationen trüben ließe. So kommt es, daß trotz technischer Geschicklichkeit die Resultate in wesentlichen Punkten einer Korrektur bedürfen. Verfehlt ist vor allem die Darstellung der Herzentwickelung, die ganz auf der unzulässigen Interpretierung eines älteren Stadiums nach vorgefaßten Gesichtspunkten beruht. Außerdem ist mir vollkommen unklar, auch nach den Angaben des Autors, um so mehr nach meinen eigenen Beobachtungen, wie derselbe zu der Auffassung von einem Nautilusstadium in der Entwickelung von Sepia kommt.

Die Tafelfiguren, die der Autor seiner Arbeit mitgibt, machen den Eindruck großer Zuverlässigkeit und ich könnte dieselben ohne Bedenken in meine eigene Darstellung einbeziehen. Sie überzeugten mich, ebenso wie die Serien, die ich selbst von älteren Sepiaembryonen anfertigen konnte, davon, daß in der Organogenese zwischen Loligo und Sepia keine prinzipiellen und überhaupt keine wesentlichen Unterschiede bestehen.

Zusammenhängende Darstellung der Organogenese nach meinen Befunden.

In die folgende Darstellung des Themas sind sowohl die Beobachtungen der oben genannten Autoren wie die von mir neu gefundenen Tatsachen aufgenommen, die erstern nur in dem Umfange, als sie durch meine Befunde voll bestätigt worden sind. Wesentliche Irrtümer und Ungenauigkeiten der früheren Arbeiten sind widerlegt und, soweit möglich, erklärt worden. Es soll so der ganze Entwickelungsgang im Zusammenhang behandelt werden, wobei es mir wesentlich auf die Korrelation der einzelnen Organe

ankommt. Deshalb, und um dem Leser deutliche Vorstellungen zu geben, behandle ich der Reihe nach 5 wohldefinierte Stadien, von denen jedes auch in der äußeren Erscheinung festgehalten ist, um nachher das Wesentliche für die einzelnen Organe zusammenzufassen.

Für die Angabe der topographischen Beziehungen halte ich mich an die morphologische Orientierung nach LANG-HESCHELER; die Spitze des Eingeweidesackes ist also nach oben, Kopffuß und Trichter nach unten gerichtet. Die Schulpe bezeichnet die vordere, die Mantelhöhle die hintere Seite des Eingeweidesackes. Die morphologische Längsachse des letzteren stellt eine Ω-förmige Linie dar, deren aufsteigender Schenkel die Schalenseite, deren absteigender die Mantelseite bezeichnet. Dabei hat man sich zu vergegenwärtigen, daß das, was auf der Mantelseite direkt unter einem Punkt liegt, morphologisch hinter demselben zu denken ist. Diese Orientierung innezuhalten ist nicht immer leicht; mit etwas Mühe und guter Raumvorstellung kommt man aber stets zum Ziel und hat dafür die Möglichkeit einer weitgehenden Vergleichung der Organisation mit der anderer Mollusken resp. Molluskenembryonen. Besondere Vorteile hat dieselbe noch für die jungen Stadien mit flachem und wenig gewölbtem Eingeweidesack; wenn man nach dem Mantelrand als Querrichtung orientiert, entstehen leicht Irrtümer, wie der von einer Wanderung der Gonadenanlage; in Wirklichkeit findet beim Ueberwachsen des Mantels eine Aenderung der Schnittrichtung im morphologischen Sinne statt.

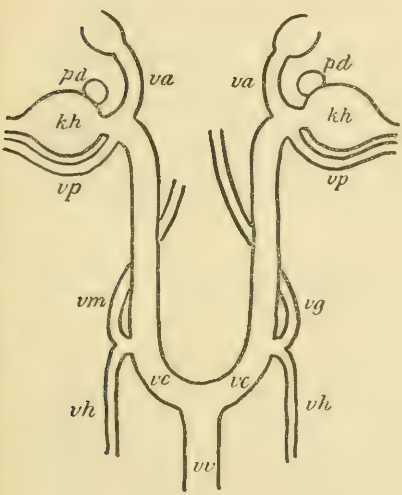
Anatomische Uebersicht.

Zum leichteren Verständnis der Entwickelungsvorgänge schicke ich einen kurzen topographischen Ueberblick des interessierenden Organkomplexes beim erwachsenen Myopsiden voraus.

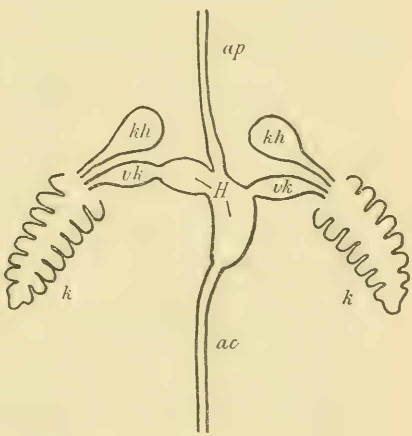
1. Blutgefäßsystem. Die Myopsiden besitzen ein hoch organisiertes eigenwandiges Blutgefäßsystem. Dieses ist zum Teil geschlossen, d. h. es gehen Arterien- und Venenkapillaren direkt ineinander über; zum andern Teil sammelt sich das venöse Blut in größeren Lückenräumen, die entweder direkt von den Organen oder von Bindegewebe begrenzt werden. Aus diesen wird es durch größere Venen aufgenommen und so in den Zirkulationsstrom zurückgeführt. In dieser Weise sammelt sich das venöse Blut des Kopffußes in einem geräumigen Sinus, der das Zentralnervensystem umspült und wird von da durch die Vena cephalica nach dem

Eingeweidesack geleitet. Diese zieht im absteigenden Schenkel der Längsachse nach oben und teilt sich dann in zwei Aeste, die Venae cavae, welche das Blut den Kiemenherzen zuführen. Unter den Seitenvenen, die sie auf diesem Wege aufnehmen, will ich nur die wichtigsten nennen, die schon beim älteren Embryo von Loligo wohlausgebildet sind: die Vena mesenterica von links und entsprechend die Vena genitalis von rechts. An der Stelle, wo die Hohlvenen in die Kiemenherzen einmünden, treten jederseits noch zwei weitere Hauptvenen hinzu: die Vena pallialis von der Seite und die Vena abdominalis von oben her.

Die Kiemenherzen pumpen das venöse Blut in die Kiemen, aus denen es durch die Kiemenvenen ins Herz geführt wird.



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Textfig. 1. Venensystem der Myopsiden nach der Darstellung von VIGELIUS und nach eigenen Beobachtungen an älteren Embryonen von Sepia und Loligo.

Textfig. 2. Kiemenherzen, Herz und Aorten von Sepia.

Dieselben können in verschiedenem Grade muskulös erweitert sein und werden gewöhnlich als Vorhöfe des Herzens bezeichnet, obwohl sie sich eher wie gewöhnliche Gefäße denn als Herzbestandteile verhalten.

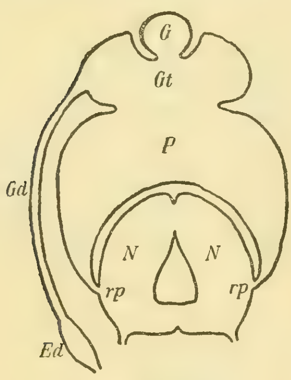
Das Herz stellt einen asymmetrisch gelagerten Schlauch dar, der nach vorn und unten ausgezogen erscheint und mit seinem Ende in die Aorta cephalica übergeht. Auch nach hinten geht eine starke Arterie ab, die ich aus später ersichtlichen Gründen

als Aorta posterior bezeichne; dieselbe tritt in den Mantel ein und teilt sich daselbst in zwei Aeste. Der rechte Vorhof mündet direkt in die Herzkammer, während der linke in eine deutlich abgegliederte Aussackung derselben führt, deren morphologischen Wert die Entwickelung ergeben wird.

Die hintere Partie des Herzens liegt über dem Enddarm; der Aortenzipfel zieht neben dem Magen nach vorn und unten, wobei die Aorta wieder über den Oesophagus zu liegen kommt. Eine klare Einsicht in die Morphologie des Herzens wird aus meinen Beobachtungen über die Entwickelung desselben entspringen.

2. Das Cölomsystem. Als Cölomsystem kann man drei Organe bezeichnen, deren für die Mollusken charakteristische Zusammengehörigkeit auch bei den Myopsiden in die Augen springt: Gonade, Perikard und Niere.

Die unpaare Gonade liegt ganz oben vorn im Eingeweidesack dicht hinter der Schulpe. Sie ragt nach hinten vor in den oberen Abschnitt des Perikards, die sogenannte Genitaltasche, und öffnet sich in dieselbe. Ihre Produkte werden aus der letzteren durch einen besonderen, nur links entwickelten Gonodukt in die Eileiterdrüse und von da nach der Mantelhöhle entleert. Die Genitaltasche ist weit offen nach dem eigentlichen Perikard, von dem sie nur durch eine Falte der Wand abgegrenzt ist. Sie umschließt außer der Gonade den darunterliegenden Magen und verhält sich so wie ein normaler Cölomabschnitt.



Textfig. 3. Schema des Cölomsystems der Myopsiden.

Das Perikard umschließt von oben her das Herz und bildet unter diesem ein Mesenterium, durch welches dasselbe in seinem hinteren Teil mit dem Enddarm verbunden wird. Dieses Mesenterium geht nicht auf den verlängerten Teil des Ventrikels über, der die vordere Aorta abgibt. Derselbe durchzieht also frei den Hohlraum des Perikards.

In ähnlicher Weise wie das Herz liegen die Kiemenherzen in Einfaltungen der Perikardwand, in dessen Lumen sie von hinten her hereindrängen. Dementsprechend sind beide Organe vom Perikardepithel überzogen.

Nach unten zieht sich das Perikard in zwei Zipfel aus, die sich verjüngen, um in die Niere zu münden; dies geschieht durch

ein sehr enges kurzes Röhrchen, das von außen her zur Niere führt in der Nähe der äußeren Nierenöffnung.

Die Nieren sind paarige Säcke, welche hinter und unter dem Pericard liegen und auf besonderen Papillen neben dem After in die Mantelhöhle münden. Sie stehen miteinander in Kommunikation an zwei Stellen. Die eine Verbindungsbrücke liegt im oberen Teil, hinter den Hohlvenen, die zweite, ganz unten, umgreift von vorn die Bifurkationsstelle der Vena cephalica. Die letztere ist sehr weit und bildet eine außerordentlich geräumige Aussackung, die sich in den vorderen Teil des Eingeweidesackes zwischen Magen und Schalendrüse heraufdrängt und bis zur Gonade reicht. Dieser unpaare Nierensack ist als eine ganz sekundäre Bildung zu betrachten.

Die paarigen Nierensäcke legen sich von hinten und von der Seite her an die Hohlvenen an. An den Berührungsstellen bildet das Nierenepithel traubige Oberflächenvergrößerungen, die von venösem Blut durchspült werden. Solche sogenannten Venenanhänge entstehen auch an den Stellen, wo die Seitenvenen mit den Nieren zusammenstoßen.

Allgemeine Orientierung über die Entwickelung der Cephalopoden.

Das Ei der Cephalopoden ist äußerst dotterreich und läßt durch partielle Furchung am animalen Pol eine einschichtige Keimscheibe entstehen. Von den randständigen Zellen dieses Blastoderms geht die Bildung des Dotterepithels und einer mehrschichtigen Zellenlage aus, die von Korschelt als Meso-Entoderm bezeichnet wird. Die speziellen Vorgänge, die den Uebergang des einschichtigen zum mehrschichtigen Keim bedingen, scheinen mir noch nicht endgültig klargelegt worden zu sein, jedenfalls nicht in der Weise, daß man auf sie eine Diskussion des morphologischen Wertes dieser Gewebe basieren könnte — ich verzichte daher auf ihre Darstellung. Ein Embryo, bei dem dieselben vollendet sind, hat folgenden Bau: die äußere Form ist die des Eies und der eines Hühnereies vergleichbar, wobei das spitze Ende dem animalen Pol entspricht. Ein Sagittalschnitt durch denselben zeigt dem Dotter anliegend und denselben vollkommen umschließend das äußerst dünne Dotterepithel; auf demselben liegt eine mehrschichtige dichte Lage von Zellen, das „Meso-Entoderm“ von

Korschelt, das nach außen von dem etwa kubischen Ektodermepithel begrenzt wird. Vom Meso-Entoderm spaltet sich die Darmanlage ab als ein kleines Epithelblättchen, das dem Dotter erst dicht anliegt, später sich mützenförmig von demselben abhebt.

Es ist eine Frage, ob die Schwierigkeiten, welche die Anwendung der Keimblätterlehre auf die Cephalopodenentwickelung bisher ergeben hat, durch minutiöse Untersuchungen gelöst werden können oder ob der Modus der Ento- und Mesodermbildung durch spezielle Anpassungen so verändert ist, daß die Entwickelungsvorgänge nicht mehr direkt auf die primitiverer Formen zurückzuführen sind. Wenn man auf Grund vergleichend-embryologischer Ueberlegungen annimmt, daß Dotterepithel + Mitteldarmanlage dem Entoderm entsprechen, bleibt immer noch das „Mesoderm" als rätselhafte Bildung bestehen. Dies gilt sowohl für den Ursprung desselben wie auch für seine spätere Differenzierung. Was den ersteren anbetrifft, so müßte man nach den neuesten Untersuchungen von Teichmann (23) dreierlei „Mesoderm" unterscheiden, nämlich die nach ihm zuerst allein vorhandene „Entoderm"lage zwischen Ektoderm und Dotterepithel, soweit sie nicht zur Bildung der Mitteldarmanlage aufgebraucht wird, dann seine „Genitalanlage" und drittens das nach ihm in Zusammenhang mit der Genitalanlage entstehende eigentliche „Mesoderm". Ich weiß nicht, ob eine solche reinliche Scheidung den Tatsachen vollkommen entspricht — ich habe Gründe, das Gegenteil anzunehmen, wie aus meiner Darstellung hervorgehen wird.

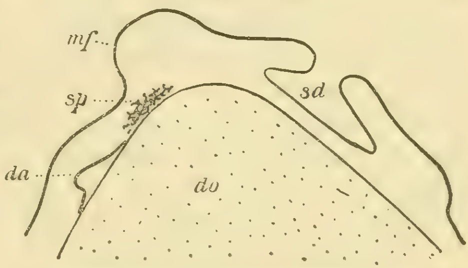
Auf meinem jüngsten Stadium stellt das Mesoderm eine gleichmäßige vielfache Zellenlage dar, die sich scharf gegen das Ektoderm, unscharf gegen die Mitteldarmanlage abgrenzt. In derselben beginnen sich als Spalträume in charakteristischer Weise Teile des Blutgefäßsystems zu bilden. Innerhalb des mesodermalen Zellenmaterials ist keinerlei deutliche Differenzierung nachzuweisen, weder eine solche, die auf verschiedenen Ursprung, noch eine solche, die auf verschiedenes Schicksal hindeutet. Dies ist um so auffallender, als die Entwickelung nachher ziemlich rasch weitergeht und die Mesodermzellen in kurzer Folge den Charakter von Bindegewebe, Gefäßwandungen, Perikard- und Nierenepithel und Genitalzellen annehmen.

Gegenüber den Angaben von Faussek und Teichmann muß ich gleich hervorheben, daß die Genitalanlage auf diesem und dem folgenden Stadium absolut unauffindbar ist. Sie erscheint nicht früher, als Bobretzki sie beschrieben hat, nämlich zur Zeit des

medianen Zusammentretens der Herz- und Perikardanlagen. Es ist danach fraglich, ob diese „Genitalanlage“ wirklich als solche aufgefaßt werden darf oder ob aus ihr noch andere Elemente hervorgehen. Daß sie die späteren Keimzellen enthält, scheint mir ihrer Lage und Beschaffenheit nach sehr wahrscheinlich.

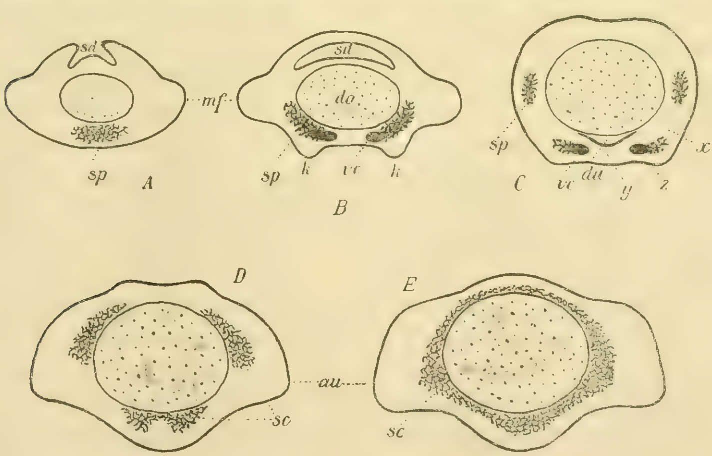
Stadium I.

Die äußere Erscheinung des zu schildernden Entwickelungsstadiums ist zu ersehen aus der Fig. 657 des Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER. Textfig. 4 stellt einen sagittalen Schnitt durch die in Betracht fallende Region des späteren Eingeweidesackes dar. Auf der Textfig. 5 sind etwas schematisiert die wichtigsten Schnitte einer Serie wiedergegeben. Dieselben sind schräg frontal von vorn-oben nach hinten-unten geführt. Die drei ersten treffen den Eingeweidesack, die beiden letzten gehen schon durch die Region des Kopfes mit den Augenstielen.



Textfig. 4. Sagittalschnitt durch Stadium I.

Der Raum zwischen Ektoderm und Darmanlage ist durch dichtes Mesoderm erfüllt, mit Ausnahme der schwarz eingezeichneten



Textfig. 5 A—E. Frontalschnitte durch Stadium I.

Lücken, welche die Anlage des Venensystems darstellen. Zur Orientierung beachte man die Schalendrüse, die Kiemenanlagen, den Mantelwulst und die Augenstiele. Der Dotter dringt als zentraler Zapfen bis in den obersten Schnitt; ihm liegt als mützenartige Anlage der Mitteldarm an.

Der oberste Schnitt *(A)* zeigt hinter dem Dotter ein Netz von Intercellularen *(sp)*, welches sich nach unten fortsetzt, indem es sich in der Gegend der Kiemenanlagen nach den Seiten hin verteilt *(B)*. Auf der Höhe der Mitteldarmanlage *(C)*, finden wir es in Form zweier lateraler Stränge wieder. Dieses Lückensystem stellt die Anlage des Sinus posterior dar, eines Blutraumes, der während des ganzen Embryonallebens besteht und für die Entwicklung der Gefäße eine wesentliche Rolle spielt. Er geht in seiner Gesamtheit nicht in die Anatomie des Erwachsenen über, sondern steht an der Stelle der mittleren Teile verschiedener Gefäße, die in ihn ein- und ausmünden. Die Reduktion besteht darin, daß sich sein Lumen auf die eigentlichen Gefäßwege einschränkt.

Die beiden lateralen Stränge *(C)* gehen direkt in eine andere Sinusanlage über, welche dem aus der Anatomie des Erwachsenen wohl bekannten Sinus cephalicus entspricht. Er umgibt *(E)* den Dotter ringartig und setzt sich nach oben *(D)* in Form zweier lateraler und zweier hinterer Zipfel fort. Die lateralen stellen die besprochene Verbindung mit dem Sinus posterior her, während die hinteren in die bisher unberücksichtigten Anlagen der Hohlvenen übergehen. Die letzteren sind zwei kurze Röhrchen *(B, C)*, welche nach oben und unten ohne Grenze in die sinösen Bildungen hinüberleiten. Sie unterscheiden sich von denselben durch ein freies, wenn auch noch geringes Lumen, und durch die Bestimmtheit der Begrenzung. Die Mesodermzellen, welche diese bilden, liegen auf der inneren Seite der Röhrchen dicht aneinander, ohne jedoch ein Epithel zu bilden. Die laterale Begrenzung ist sinös; die Gefäßanlagen gehen nach der Seite in unregelmäßig angeordnete Gewebelücken über. Aus diesen differenzieren sich später die Kiemenherzen.

Die Hohlvenen verlängern sich nach oben und unten im Laufe der Entwickelung in der Weise, daß immer weitere Teile der Sinusanlagen den für sie beschriebenen Bau annehmen; dies besteht darin, daß die Mesenchymzellen sich aus dem Lumen zurückziehen und eine deutliche Begrenzung bilden. Man kann unter dieser Voraussetzung auch auf Fig. 5 D hinter dem Dotter die Anlagen

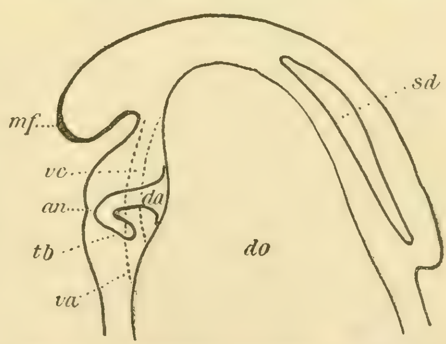
der Hohlvenen sehen, speziell derjenigen Teile derselben, die aus der Vena cephalica entspringen. Die letztere ist noch vollkommen in der Anlage des Sinus cephalicus enthalten.

Vom Cölomsystem, d. h. Gonade, Perikard und Niere, ist noch keine Andeutung vorhanden, obwohl vollkommen klargestellt werden kann, durch Vergleich mit späteren Stadien, wo sie sich befinden müßten. Wir können höchstens, als Vorbereitung für dieselben, die Topographie des für sie bestimmten Zellenmaterials feststellen; dieselbe ist in großen Zügen durch die Anlagen des Gefäßsystems gegeben.

Ein Mesodermkomplex, den ich lang auf eine beginnende Differenzierung hin untersuchte, ist auf Textfig. 5 C mit x bezeichnet. Das nächste Stadium wird darin die paarigen Anlagen von Perikard und Herz zeigen (vergl. Fig. 3, Taf. 22). Dieselben vereinigen sich später direkt hinter dem Dotter in der Medianebene bei y. Auf einem entsprechenden Schnitt durch ein noch älteres Stadium finden wir an dieser Stelle die hintere Aorta (vergl. Fig. 6, Taf. 22). Bei z entsteht die Nierenanlage (vergl. Fig. 3, Taf. 22).

Stadium II.

Die äußere Erscheinung dieses Stadiums kann man ersehen aus der Fig. 658 des Lehrbuches von Korschelt und Heider. Der dort dargestellte Embryo mag etwas jünger sein. Man beachte namentlich die beginnende Ueberwölbung von Afterpapille und Kiemenanlagen durch die Mantelfalte. Textfig. 6 gibt einen Medianschnitt durch den Eingeweidesack eines solchen Embryos wieder, auf welchem die Weiterentwickelung von Schalendrüsen, Dotterorgan, Mantelfalte und Darmanlage zu erkennen ist.



Textfig. 6. Sagittalschnitt durch Stadium II.

Fig. 1—5, Taf. 22 stellen, wenig schematisiert, in Umrissen die wesentlichen Schnitte einer Serie dar, auf welcher die interessierenden Organanlagen in ihrer Gestaltung und ihren topo-

graphischen Beziehungen zu erkennen sind. Man vergleiche damit die histologischen Bilder Fig. 1 und 2, Taf. 22.

1. Blutgefäßsystem.

Die Hohlvenen sind in ihrer Entwickelung bedeutend fortgeschritten und reichen als wohlbegrenzte Gefäße vom Sinus posterior bis zur Mündung in die bereits angedeutete Vena cephalica (auf einem tiefer als Fig. 5 gelegenen Schnitt). Der Sinus posterior ist zu einem offenen Blutraum geworden, der dem Dotter von hinten-oben anliegt. In Form von Gewebelücken dringt er auch auf die vordere Seite desselben zwischen diesen und die Schalendrüse herein (Fig. 1 und 2). Fig. 3 zeigt die Abgabe der Mantelvenen vom Sinus posterior aus. Bei der Reduktion des letzteren wird eine direkte Kommunikation derselben mit den Hohlvenen hergestellt. (Vergl. Textfig. 1.)

An Stelle der Gewebelücken, die sich auf dem vorigen Stadium seitlich an die Hohlvenen anschlossen, finden wir jetzt jederseits einen sinusartigen Spaltraum, der die ganze Kiemenbasis einnimmt und (auf Fig. 3) mit der Hohlvene kommuniziert. Die untere Spitze dieses etwa birnförmigen Blutraums liegt in der Kiemenbasis selbst und wendet sich nach vorn und innen (Fig. 4 und 5), um in ein anderes (rot gezeichnetes) Gefäß überzugehen. Stellt das letztere eine Kiemenvene dar, so ist der besprochene Blutraum als eine sackartig erweiterte Kiemenarterie aufzufassen. Sie stellt, wie sich aus dem Vergleich mit dem folgenden Stadium ergibt, die Anlage des Kiemenherzens mit Einschluß des Basalsinus der Kieme *(bs)* dar. Für den histologischen Charakter des Gebildes vergleiche man Fig. 1, Taf. 23, welche einem Teil der Fig. 5 entspricht.

Die „Kiemenvene" ist durch die Fig. 5—2 zurück zu verfolgen und endigt blind im Mesenchym. Ihr Lumen ist sehr eng und unsicher begrenzt; im Mesenchym, das die paarigen Gebilde trennt, erscheint das Gewebe an bestimmten Stellen gelockert. Dadurch erscheint, außer in der Form der Röhrchen, ihre Tendenz ausgesprochen, sich in der Medianebene des Körpers zu vereinigen. Aus dem Vergleich mit dem nächsten Stadium geht hervor, daß wir es hier mit den Anlagen des Herzens zu tun haben, wobei die lateralen, unteren Teile (Fig. 5 und 4) den Vorhöfen, die mehr medialen oberen den Herzkammern entsprechen (Fig. 3 und 2). Von den letzteren sind erst diejenigen Teile deutlich, die sich an die Vorhöfe anschließen. Diese Darstellung entspricht im wesent-

lichen derjenigen von BOBRETZKI im Gegensatz zu der vollkommen unrichtigen, die DISTASO in seiner Arbeit gegeben hat. Dabei beruht die Differenz nicht etwa auf der Wahl des Objektes (Sepia—Loligo) sondern des Stadiums. Auf die Kritik dieses wichtigen Punktes kann ich erst viel später eingehen.

2. Cölomsystem.

Das 2. Stadium zeigt zuerst in deutlichen, wenn auch geringfügigen Anlagen die Differenzierung von Niere und Perikard. Dieselben stehen noch in keinem direkten Zusammenhang, sie entstehen vielmehr gesondert und sogar in wesentlich verschiedener Weise. Das Perikard erscheint als ein kleiner Spaltraum jederseits zwischen den Anlagen des Herzens, des Kiemenherzens und des Sinus posterior. Lateral liegt er in unmittelbarer Nähe des Ektoderms; eine genauere Untersuchung zeigt, daß es sich nur um eine Lagebeziehung handelt; genetisch hat die Anlage nichts mit dem Epithel der Mantelhöhle zu schaffen (s. Fig. 3, Taf. 22).

Fig. 1, Taf. 23 gibt ein treues Bild der feineren histologischen Beziehungen.

Die Perikardanlage schließt sich von Anfang an die Herzanlage an und begleitet dieselbe auf ihrer weiteren Differenzierung, bereit, sie zu umwachsen. Dies betrifft nur den Teil der Herzanlage, welcher die Kammer liefert; der Vorhof steht nur in sehr loser Beziehung zum Perikard, ja, dessen distaler Teil wird, statt vom Perikard, von der Niere umgeben (Fig. 6). Auf Fig. 4 beachte man, daß ein Zipfel des Perikards hinter die Herzanlage hinübergreift (vergl. Fig. 8).

Das Lumen des Perikards erscheint zuerst ganz lateral, um sich dann nach innen und oben zu erweitern. Es zeigt auf den folgenden Stadien die Tendenz, über die Herzanlage hinweg nach der Medianebene zu dringen. Die Anlage ist zuerst minimal, so als ob einige Zellen aus dem Mesenchym sauber herausgenommen wären. Mit einer Blutgefäßanlage ist sie nicht zu verwechseln, da ihr Inhalt von Plasmafarbstoffen nicht gefärbt wird; auch hat sie einen anderen histologischen Charakter. Das Lumen erscheint von Anfang bestimmt umrissen; es geht keine Auflockerung des Gewebes voraus, und wenn auch die umliegenden Zellen, durch deren Auseinanderweichen der Hohlraum entstanden ist, noch kein eigentliches Epithel bilden, indem sie sich gegen die weiterhin ausschließenden Zellen durch nichts unterscheiden, so ragen sie doch nicht unregelmäßig nach innen vor. Während danach beim Perikard

zuerst das Lumen auftritt, die epitheliale Anordnung der begrenzenden Zellen sich aber erst allmählich im Lauf der weiteren Differenzierung topographischer Beziehungen herausbildet, gilt von der Niere das Umgekehrte.

Die Nierenanlage ist auf Fig. 4, Taf. 22 in ihrer maximalen Ausdehnung zu sehen. Sie liegt als solide Zellmasse der Hohlvene von außen und hinten mit breiter Basis auf. Nach oben schiebt sie sich mit einem Ende etwas hinter die Hohlvene (Fig. 3), und kommt dann zwischen diese, Kiemenherz und Ektoderm zu liegen. Nach unten dringt die Anlage etwa ebensoweit vor wie die Schlinge, die durch Kiemenarterie und Kiemenvenen gebildet wird. Ein eigentümlicher lang ausgezogener Zipfel der Anlage aber dringt in diese Schlinge hinein, resp. über dieselbe hinweg (Fig. 4) und endigt unter der Stelle, wo auf einem höher gelegenen Schnitt die Perikardanlage erscheint. Von einer direkten Verbindung kann keine Rede sein.

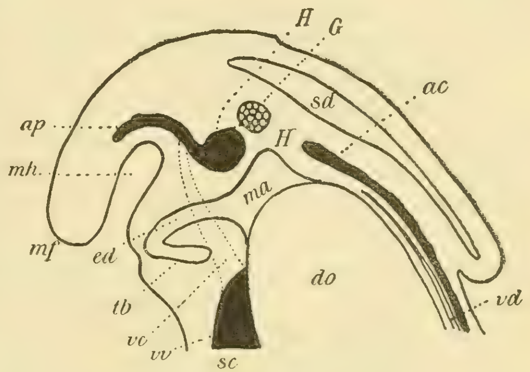
Faussek hat an dieser Stelle den primären Zusammenhang von Niere und Perikard beschrieben, als dessen letzter Rest dann die Nierenspritze erhalten bleiben soll. Abgesehen davon, daß derselbe nicht besteht (es wird gezeigt, werden daß es hier überhaupt nicht zu einer Kommunikation kommt), könnte es sich nicht um den Renoperikardialgang handeln, der an ganz anderer Stelle, nämlich unter der Kiemenvene, durchzieht.

Fig. 2, Taf. 23 ist eine histologische Zeichnung der Nierenanlage und entspricht einem Teil der Fig. 4, Taf. 22. Dieselbe ist noch vollkommen solid und tritt nur darum als Organanlage hervor, weil die Zellkerne epithelartig gruppiert sind, und zwar in einer Weise, welche genau der hohlen Niere etwas älterer Embryonen entspricht.

Das Lumen ist bereits dadurch angedeutet, daß die Zellkerne sich aus den zentralen Teilen der Anlage zurückgezogen haben. Auf den Schnitten fällt dieselbe noch durch ihre intensivere Färbung auf; dies betrifft vor allem die Kerne und innerhalb derselben die großen Nucleolen, welche sonst in den Mesodermzellen wenig hervortreten. Schon auf diesem Stadium ist derjenige Teil des Nierenepithels, der der Hohlvene anliegt, merklich stärker entwickelt — die Zellen sind höher und dichter. Diese Erscheinung, die auf den nächsten Stadien noch deutlicher wird, ist auf die spätere Bildung der Venenanhänge zu beziehen, die so bis in dieses frühe Stadium zurück zu verfolgen sind.

Stadium III.

Sehr interessante Befunde ergab die Untersuchung eines Embryos, dessen äußere Differenzierung der Fig. 659 des Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER entspricht. Zur allgemeinen Orientierung vergleiche man einen schematischen Sagittalschnitt (Textfig. 7). Wesentliche Fortschritte gegenüber dem vorigen Stadium bestehen in der Differenzierung der Darmanlage (Mitteldarm und Enddarm mit Tintendrüsenanlage treten deutlich hervor), der Schalendrüse, der Mantelfalte und vor allem in dem Zurückweichen des inneren Dotters. Dadurch wird Raum geschaffen für die Entfaltung der inneren Organe. Die Anatomie ist zu ersehen aus den Figg. 6—10, Taf. 22. Dieselben stellen schräge Frontalschnitte von vorn-oben nach hinten-unten dar.



Textfig. 7. Sagittalschnitt durch Stadium III. Punktiert die linke Hohlvene.

1. Blutgefäßsystem.

Die Hohlvenen haben sich auf dem eingeschlagenen Wege weiter entwickelt: ihr Lumen ist relativ geringer, ihre Wandung bestimmter geworden. Dagegen haben sich die Kiemenherzen mächtig erweitert (Fig. 6). (Auf diesem Schnitt sind sie der Länge nach getroffen.) Ihre Spitze liegt in der Kiemenbasis, die sackartige Erweiterung dagegen ist gegen das Innere des Embryos, aus dem sich der Dotter zurückgezogen hat, gerichtet. Die Spitze geht in ein weites Rohr über (Fig. 7 und 8), das etwas nach innen und unten umbiegt und dann in die Kiemenvene übergeht (Fig. 9). Von der Kiemenherzanlage hat sich also ein besonderer Abschnitt abgegliedert, den ich als Sinus branchialis bezeichnen will. Von ihm aus entwickeln sich sinöse Gewebelücken, die in die Kiemen weiter vordringen und aus welchen sich das Gefäßnetz der Kiemen entwickelt (vergl. Fig. 7, Taf. 23). Eine Verengerung zwischen

Kiemenherz und Basalsinus der Kiemen läßt die Kiemenarterie entstehen. Dieselbe ist leise angedeutet auf Fig. 7.

Die Kiemenvenen oder Vorhöfe des Herzens sind zwei kurze, gegen die Herzkammern keulenförmig anschwellende Gefäße (Fig. 9). Die Kommunikation mit den letzteren ist durch Mesenchymzellen verengt, oft scheinbar verschlossen; dieselben stellen die Anlagen der Herzklappen dar, wenn auch von der späteren charakteristischen Form und Lage noch nichts wahrzunehmen ist.

Die Herzkammern sind zwei Rohre, die die Vorhöfe in ihrem Verlauf nach oben fortsetzen und die man auf den Figg. 7—9 verfolgen kann. Sie sind in der Mitte spindelartig angeschwollen (Fig. 8) und kommunizieren jetzt mit ihren oberen Enden (Fig. 7). Von dieser Stelle geht die hintere Aorta ab (Fig. 6), deren Verlauf auf der Textfig. 7 zu erkennen ist. Der Verlauf der ebenfalls ausgebildeten vorderen Aorta ist auf den Figg. 9—10 zu sehen. Auf dem Schnitt der Fig. 9 ist jederseits eine Ecke der Herzkammer so gerichtet, als ob sie das mediane Ende des inneren Dottersackes umgreifen wollte, indem sie sich nach vorn und unten auszieht. Diese Ecke endigt links blind in der Mesodermmasse, die den Dotter umgibt, rechts geht sie über in die Aorta cephalica, die in dieser Masse den Dotter umzieht (Fig. 10) und auf einem noch tiefer gelegenen Schnitte auf die Vorderseite desselben und in die Medianebene gelangt. — Der Schnitt, nach dem die Fig. 10 gezeichnet ist, erscheint aber auffallend symmetrisch, eine entsprechende Mesodermlage umzieht auch links den Dottersack und in derselben verläuft ein ganz der beschriebenen Aorta entsprechendes Gefäß. Dasselbe ist allerdings merklich schwächer und kommuniziert nicht mit der linken Herzkammer, wenigstens nicht auf den Präparaten, die ich von diesem Stadium erhalten konnte. Sehr möglich ist es, daß auf einem wenig jüngeren Stadium, das ich nicht zur Verfügung hatte, eine solche Kommunikation doch bestand. Jedenfalls weist sich die ganze Bildung als eine rudimentäre linksseitige Aorta aus, so daß sich auch in dieser Beziehung das Herz früher Stadien als ein vollständig symmetrisch und zweiseitig angelegtes Organ darstellt. Dementsprechend muß dann auch das asymmetrisch entwickelte Herz des erwachsenen Tieres betrachtet werden, was noch deutlicher und im einzelnen aus der weiteren Entwickelung der angebahnten Asymmetrie zu ersehen sein wird. — Die linke Aorta cephalica tritt auf tiefer gelegenen Schnitten neben die rechte vor den Dotter (resp. Oesophagus) und verläuft so eine Strecke weit nach unten, um sich dann mit derselben zu vereinigen. Dem

Umstand, daß die linke Aorta mit dem Herzen nicht in offener Verbindung steht, darf nicht zu große Bedeutung beigelegt werden, ich habe auch Serien, auf denen die rechte dieses Verhalten zeigt; dabei ist es fraglich, ob der Verschluß primär oder sekundär ist oder ob er gar bei der Fixation künstlich erzeugt wurde. Stets sind die Aorten mit Blut gefüllt, das durch das Herz gegangen sein muß und das genau dieselbe Färbung zeigt wie das Blut des Herzens.

Bei aufmerksamer Vergleichung der Figuren mit denen des vorigen Stadiums (Fig. 1—5) wird es nicht schwer fallen, die Identität der Herzanlagen zu erkennen und dieselben in ihren Teilen und Beziehungen nebeneinander zu stellen. Auch jetzt stellt die Herzanlage zwei Rohre dar, die von der Kiemenbasis nach oben und medianwärts ziehen. Die offenen Schenkel des von ihnen gebildeten Bogens liegen neben dem Enddarm (Fig. 5 und 9). Zwischen Herz und Enddarm liegt eine dicke Mesodermschicht, in welche später das Perikard eindringt, um eine definitive Trennung herbeizuführen. Die Verbindung mit dem Enddarm bleibt immerhin in Form eines Mesenteriums bestehen. Diese topographischen Verhältnisse der Herzanlage besagen aus später zu erörternden Gründen nichts gegen eine phylogenetisch-morphologische Ableitung von einem Darmsinus.

2. Cölomsystem.

Das Cölomsystem hat sich in der Weise entwickelt, wie dies auf dem vorigen Stadium angedeutet war; Veränderungen prinzipieller Natur sind nicht vor sich gegangen.

Das Perikard hat sich bedeutend erweitert (vergl. Fig. 8 mit Fig. 3) und legt sich dem Herzen in beträchtlicher Ausdehnung an; nämlich von außen und mit je einem herübergreifenden Zipfel von hinten und vorn: außerdem haben die paarigen Perikardialhöhlen sich über dem Herzen gegen die Medianebene vorgeschoben (Fig. 6). Jedoch sind die Lumina noch vollkommen getrennt durch ein Mesenterium, in dem die hintere Aortenwurzel liegt. Vor und über der letzteren ist dasselbe sehr dünn und es erfolgt dann an dieser Stelle der Durchbruch zur Bildung des unpaaren Perikards.

Nach hinten liegt das Perikard in breiter Fläche den Kiemenherzen an, während es vorn an den Sinus posterior stößt. Derselbe ist durch das Zurückweichen des Dotters mächtig erweitert (Fig. 6 bis 10) und wird im folgenden durch das Perikard allmählich verdrängt, für dessen Entfaltung er die mechanischen Bedingungen liefert.

Die Begrenzung des Perikards wird jetzt größtenteils durch ein deutliches, wenn auch außerordentlich dünnes Plattenepithel gebildet. Dasselbe überzieht an den zusammenstoßenden Stellen die mesenchymatösen Pseudoepithelien, welche Herz und Kiemenherzen wie alle übrigen Gefäße begrenzen in der Weise, daß zwei deutliche, wohl unterscheidbare, in keiner (direkten) genetischen Beziehung stehende Schichten gebildet werden, deren Charakter auf der Fig. 3, Taf. 23 genauer zu erkennen ist. An denjenigen Stellen, wo das Perikard seine topographischen Beziehungen noch nicht festgelegt hat, d. h. wo es noch im weiteren Vordringen begriffen ist, ist die epitheliale Auskleidung nicht oder doch nicht deutlich vorhanden. Dies ist ohne weiteres zu verstehen, wenn man sich vorstellt, daß es sich nicht um eine wohlumwandete Blase handelt, die sich erweitert, sondern um einen Spaltraum in präexistierenden Zellmassen.

Die Nierenanlage scheint in ihrer Form etwas verändert infolge der schrägen Schnittrichtung. In Wirklichkeit ist ihre Gestalt dieselbe geblieben, wie die Beschreibung ergeben wird. Sie liegt der Hohlvene von außen-hinten mit breiter Basis an (Fig. 6 bis 10). (Die am weitesten auseinanderliegenden Schnitte streifen gerade noch ihre Enden.) Ueber die von Vorhof und Kiemenarterie gebildete, nach oben offene Schlinge zieht noch immer der eigentümliche Nierenzipfel hinweg, dessen nach vorn gerichtete Spitze sich jetzt direkt an das Perikard anlegt (Fig. 9). (Vergl. Fig. 11.) Diese eigentümliche Bildung hat immer mein höchstes Interesse erregt und ich vermutete anfangs, hier irgendein Rudiment einer älteren Organisation vor mir zu haben. Nach sorgfältiger Untersuchung dieser und naheliegender Stadien im Vergleich mit älteren mußte ich von einer solchen Deutung durchaus absehen, um so mehr, als es sich dabei nur um vollkommen unkontrollierbare Vermutungen handeln konnte, welche in wissenschaftlichen Untersuchungen immer schlecht angebracht sind. Ich halte es für unwahrscheinlich, daß es sich hier um eine interessante Reminiszenz einer alten Beziehung zwischen Niere und Perikard handle, vielmehr erklärt sich die Formation aus dem Vergleich mit späteren Stadien wohl folgendermaßen: Wie Fig. 8 zeigt, wird der Vorhof nicht ins Perikard aufgenommen, dagegen von dem fraglichen Nierenzipfel von oben her im Bogen umgeben (vergl. auch Fig. 3 und Fig. 11). Auf älteren Stadien (Fig. 16) liegt er zwischen Niere und Perikard, doch von der ersteren in größerer Ausdehnung umschlossen. Ueber den Vorhof hinweg legt sich

eine weite, seichte Aussackung der Niere, welche dem engen kanalartigen Zipfel früherer Stadien entspricht; die eigentümliche Gestalt desselben wäre dann auf die Raumverhältnisse im jungen Embryo zurückzuführen.

Die Nierenanlage besitzt jetzt ein Lumen, das allerdings noch sehr eng ist, auch in dem der Hohlvene anliegenden Teil. Das Nierenepithel ist zylindrisch, soweit es der Hohlvene anliegt, sonst flach (Taf. 23, Fig. 3).

Durch die Entwickelung der zahlreichen hohlen Anlagen im Innern des Eingeweidesackes erscheint derselbe fast schaumartig; die bedingte Volumenzunahme geht auf Kosten des inneren Dotters vor sich; das ursprünglich dichte Mesoderm hat sich nur in den dünneren Gewebslamellen erhalten, welche die Organe begrenzen. Nur an zwei Stellen im Innern des Embryos bleiben Häufchen von Mesodermzellen zusammengeballt liegen, während des Zerspaltungsvorganges. Es sind dies die Anlagen der Perikardialdrüsen und der Gonade, die auf diese Weise hervortreten; sie tragen einen auffallend ähnlichen Habitus.

Die paarigen Anlagen der Perikardialdrüsen stellen Zellhäufchen dar, die jederseits zwischen Herz und Kiemenherz liegen und in dieser Lage längere Zeit verharren. Auch auf Stadium IV findet man oft Herz und Kiemenherz durch dieselben verklebt (vergl. Fig. 3 mit Fig. 4, Taf. 23). Auf späteren Stadien dringt das Perikard zwischen Herz und Perikardialdrüsen und trennt auf diese Weise Herz und Kiemenherzen. Die Drüsenanlagen kommen dann deutlich in die Kiemenherzwand zu liegen (Taf. 21, Fig. 1a u. 2).

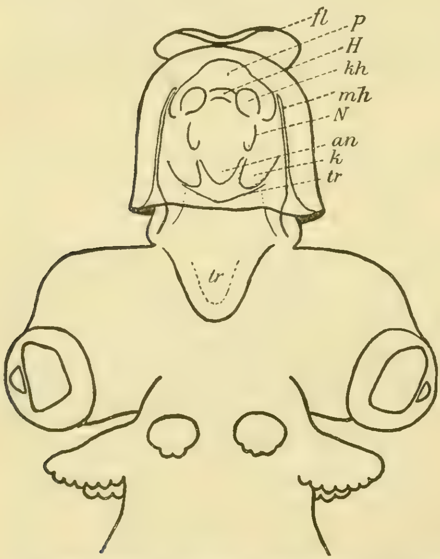
Die Gonadenanlage tritt uns hier zum ersten Mal entgegen als ein Häufchen von Zellen, das in der Medianebene dicht vor und über dem Herzen zu liegen kommt, in das Mesenterium, welches durch das Zusammentreten der Perikardanlagen gebildet wird. Nach vorn stößt sie an den Dottersack, umgeben vom Sinus posterior. Die Anlage tritt durch ihre hellere Färbung ziemlich deutlich aus den umgebenden Mesenchymzellen, die der Herzanlage (Fig. 7) und dem Bindegewebe (Fig. 8) angehören, hervor; ihre Kerne sind in merklich geringerem Grade färbbar, dagegen kann ich einen prinzipiellen Größenunterschied nicht feststellen. Das Perikardepithel überzieht schon jetzt die Anlage, so daß wohl zu erkennen ist, daß dieselbe außerhalb liegt. Ueber ihr treten die Perikardsäckchen zusammen, auch ist die Tendenz derselben ausgesprochen, sich hinter ihr zu vereinigen, um sie so vom Herzen abzuschnüren.

Unter der Gonadenanlage (Fig. 9) finden wir eine dichte Mesodermmasse, die den Magen umgibt (Fig. 10). Von vorn wird dieselbe umspült durch den Sinus posterior, soweit der Dotter die Berührung nicht verhindert (Taf. 23, Fig. 4 und 10).

Stadium IV.

Die äußere Erscheinung des nun zu behandelnden Stadiums zeigt Fig. 660 B des Lehrbuchs von KORSCHELT und HEIDER; der dort dargestellte Embryo ist allerdings merklich älter. Man vergleiche damit entstehende Textfig. 8.

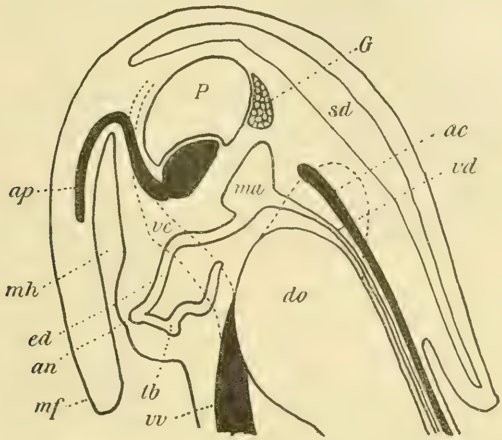
Die äußere Entwickelung ist soweit gediehen, daß sie leicht mit der des erwachsenen Tieres zu vergleichen ist. Die Orientierung aller Teile ist dieselbe, wenn auch ihre Form abweicht.



Textfig. 8. Ansicht des Stadium IV von der Mantelseite. Die durchscheinenden Organe eingezeichnet.

Der Dottersack ist noch mächtig entwickelt und ungefähr ebensolang wie der Embryo; die Augenstiele ragen noch beträchtlich vor. Die Trichterfalten sind median vollständig verwachsen und vor allem hat der Eingeweidesack einen vorläufigen Abschluß seiner Formentwickelung aufzuweisen. Der Mantel ist ganz über die Kiemenregion weggewachsen und stellt eine Glocke dar, deren Höhe ungefähr der Breite gleich ist. Bei lebenden Embryonen und guten Totalpräparaten kann man leicht soviel durchsehen von der inneren Organisation, als auf der Textfig. 8 angedeutet ist: Herz, Kiemenherzen, Perikard, unteren Teil der Niere, Nierenpapille, Afterpapille, Kiemen, Mantelhöhle. Textfig. 9 gibt einen Medianschnitt wieder, auf dem die weitere Entwickelung von Schalendrüse, Mantelfalte, Darmkanal und Dotterorgan zu erkennen ist. Nach medianen Schnitten zu

urteilen, ist das Ende des inneren Dottersackes stehen geblieben, was schon dadurch begreiflich wird, daß jetzt der Schlund über dasselbe weg zum Magen führt. In Wirklichkeit beginnt bereits



Textfig. 9. Sagittalschnitt durch Stadium IV. Punktiert die linke Hohlvene und der linke Zipfel des Dottersackes.

das sekundäre Vordringen desselben, das aber von einem Paar Aussackungen des Dotterorgans ausgeht, die zu beiden Seiten des Vorderdarms und der Aorta cephalica gegen die Schalendrüse gerichtet sind (Textfig. 9).

1. Blutgefäßsystem.

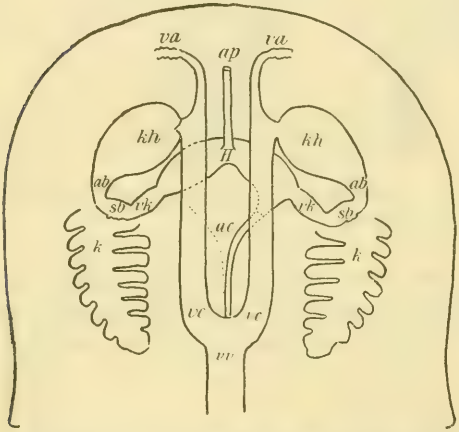
Die Hauptstämme des Gefäßsystems zeigen ihre definitive Anordnung, wie aus der Textfig. 10 zu ersehen ist. Dieselbe ist nach einer Serie von Querschnitten konstruiert (vergl. Fig. 11—12, Taf. 22). Am lebenden Embryo sind die rhythmischen abwechselnden Kontraktionen von Herz und Kiemenherzen zu beobachten, es findet also bereits eine lebhafte Zirkulation (im Sinne der späteren) statt.

Die Vena cephalica stellt bereits einen wohlausgebildeten Gefäßstamm von beträchtlicher Länge dar, der den Sinus cephalicus mit den Venae cavae verbindet. Die von diesen gebildete Gabel umfaßt die Anlage der Tintendrüse und den Enddarm (vergl. Fig. 11, Taf. 22). Die Hohlvenen verlaufen als fast parallele Gefäße bis gegen die Spitze des Eingeweidesackes, um dann in den Mantel einzutreten. Im oberen Teil sind die Kiemenherzen eingeschaltet, so daß die Hohlvenen in einen aufsteigenden und ab-

steigenden Stamm zerfallen. Der letztere ist schon jetzt viel kürzer und schwächer, während er früher ebenso mächtig wie der aufsteigende war (vergl. Fig. 1, Taf. 22) und mit demselben gleicher Herkunft ist. Man bezeichnet ihn gewöhnlich als Vena abdominalis; es ist aber zu berücksichtigen, daß er mit der Vena cava eine morphologische Einheit bildet.

Der Zusammenhang mit dem Sinus posterior ist verloren gegangen durch die Ausdehnung des Perikards, das die entsprechenden Teile des Sinus verdrängt hat.

Die Mündung der Hohlvenen in die Kiemenherzen ist durch deutlich angelegte Klappen verengt (Modellfig. 1 a). Die Kiemenherzen sind etwa birnförmige Körper, die mit der Spitze nach unten außen gegen die Kiemenbasis gerichtet sind; die Verbindung mit dem Sinus branchialis ist deutlich verengt, wodurch eine Kiemenarterie dargestellt wird (Modellfig. 2 und 2 a). Der Sinus ist wie auf dem vorigen Stadium ein kurzes Rohr, das nach hinten und innen gerichtet ist (Modellfig. 2 a und 3); er bildet bereits unregelmäßige, in die Kiemen eindringende Gewebelücken aus. An den Basalsinus der Kieme schließen sich mit weiter Verbindung die Vorhöfe des Herzens an, die im spitzen Winkel nach vorn und oben umbiegen (Modellfig. 2 a und 3, vergl. Fig. 12, Taf. 22). Die Oeffnung in die Herzkammern ist durch Klappenanlagen verengt (Modellfig. 2). Eine blasige Erweiterung dieser sogenannten Vorhöfe ist nicht zu konstatieren.



Textfig. 10. Blutgefäßsystem eines Embryo von Stadium IV nach einer Serie von Querschnitten rekonstruiert. Die linke Wurzel der Aorta ceph. bereits reduziert. Ihr früherer Verlauf wird durch eine punktierte Linie angedeutet.

Der Bau des Herzens wird aus Modellfig. 2 deutlich. Dasselbe besteht aus zwei sackartigen Herzkammern, die noch fast symmetrisch zu beiden Seiten hinter der Magenmasse liegen. Sie stehen median in weiter Kommunikation und bilden zusammen einen nach hinten-oben gerichteten Bogen. Die rechte Kammer

ist nicht nur geräumiger, sondern auch etwas nach vorn verschoben, wobei sie die schwächere linke mitgerissen hat. Sie besitzt außerdem eine nach vorn gerichtete Aussackung, die sich in die Aorta verjüngt. Die letztere verläuft in der eingeschlagenen Richtung weiter und gerät so auf die Vorderseite des Magens (Modellfig. 2 a), und zwar vor denjenigen Zipfel desselben, der mit dem Schlund in Verbindung tritt (Modellfig. 3). Von da verläuft sie vor (über) dem Schlund, zwischen den beiden Zipfeln des inneren Dottersackes hindurch (Modellfig. 3 a) auf die Vorderseite des letzteren. Uebersichtlicher ist der Verlauf der Aorta auf der Textfig. 9 dargestellt. Die linksseitige Wurzel der Aorta cephalica ist vollkommen reduziert, und der Zipfel des Herzens, von dem sie ausgehen würde, ist verkümmert und endigt blind.

Die hintere Aorta (Modellfig. 1) geht vom medianen Teil des Herzens ab und verläuft zuerst zwischen den hinteren Hohlvenen nach oben, um dann zwischen den obersten, paarigen Zipfeln der Mantelhöhle hindurch in den Mantel überzutreten. Dieser charakteristische Verlauf der hinteren Aorta ist deutlich auf Textfig. 9 zu erkennen — die Beziehung zur Gonade ist viel späteren Datums, weshalb ich auch die Bezeichnung „Arteria genitalis“ nicht für zutreffend halte.

Ich habe diese Darstellung von der Gestaltung des Herzens möglichst prägnant gegeben, weil sie nicht nur für die älteren Embryonalstadien, sondern auch für die Auffassung des erwachsenen Dibranchiatenherzens als Orientierung dienen muß. Auf der anderen Seite schließt sie sich noch direkt an das vorige Stadium III mit zwei Aortenwurzeln an.

Die linke Herzkammer tritt im Verlauf der weiteren Entwickelung immer mehr zurück und erscheint schließlich nur noch als eine Aussackung des asymmetrischen Herzschlauches. Dieser entspricht dann einfach der rechten Kammer mit dem in die Aortenwurzel übergehenden Zipfel.

Die asymmetrische Lageverschiebung, wie sie schon jetzt angedeutet ist, läßt sich leicht auf mechanische Faktoren zurückführen; man hat zu bedenken, daß die rechte Herzkammer vorn und hinten festliegt und einen Bogen darstellt, der den Magen rechts umzieht. Bei der Kontraktion hat dieser Bogen die Tendenz, sich zu strecken; dabei wird der Magen nach links gedrängt, während die linke Herzkammer nach rechts herübergezogen wird.

2. Cölomsystem.

Das Perikard hat vorläufig ein Maximum seiner relativen Ausdehnung erreicht; später wird es durch das sekundäre Eindringen des Dotters in den Eingeweidesack in seiner Entwickelung gehemmt und seine Topographie, wie die der übrigen inneren Organe, sehr in ihrer Durchsichtigkeit gestört. Es verdient auf diesem Stadium wegen seiner relativen Einfachheit, bei einem Abschluß seiner embryonalen Differenzierung in den wesentlichsten Punkten, ein besonderes morphologisches Interesse. Modellfig. 1, Taf. 21 gibt einen guten Einblick in seine Konfiguration: Aus den paarigen Perikardanlagen ist unter vorübergehender Bildung eines über dem Herzen liegenden Mesenteriums durch Verschmelzung ein weiter, unpaarer Hohlraum geworden. Unmittelbare Reste des Mesenteriums sind in der Regel nicht mehr nachzuweisen, dagegen ist dasselbe in seiner unteren Partie in großer Ausdehnung erhalten in Form der epithelialen Ueberkleidung verschiedener median gelegener Organe. Da ist vor allem das Herz und die hintere Aorta zu nennen, die den medianen Teil des Perikards von hinten-unten her stark einengen. Von unten und vorn geschieht dasselbe durch die sich nach oben verjüngende Mesodermmasse, die im unteren Teil den Magen (Modellfig. 2a), im oberen die Gonadenanlage (Modellfig. 1) enthält. Dies erklärt die auffallende Enge des Perikards auf Medianschnitten (Textfig. 9). Nach unten hin dringt das Perikard in der Weise vor, daß seine Hauptlumina zu beiden Seiten der Magenmasse liegen (Modellfig. 2). Dabei legt es sich von oben her um das Herz herum und zeigt die Tendenz, dasselbe aus dem Mesoderm, in das es nach hinten und unten eingebettet ist, herauszulösen. Dieser Prozeß ist etwa zu zwei Drittel vollzogen; während der folgenden Zwischenstadien wird das Herz vollständig vom Perikard umgeben, so daß es frei darin liegt, mit dem Enddarm nur durch ein dünnes Mesenterium verbunden und an der Wand des Perikards noch durch den Eintritt der Kiemenvenen und den Austritt der Aorten befestigt (Stadium V). Für den Aortenzipfel der rechten Herzkammer wird ein besonderes Mesenterium angedeutet, indem das Perikard auch zwischen ihm und der Magenmasse nach unten drängt (Modellfig. 2, Taf. 21; Fig. 6, Taf. 23). (Für die Gestaltung des Herzens und Perikards vergleiche auch die Fig. 11—14, Taf. 22 und Fig. 8, Taf. 23.)

In ähnlicher Weise wie das Herz werden auch die Kiemenherzen ins Perikard aufgenommen. Auf diesem Stadium ist ihre

Umschließung beinahe vollendet (Fig. 11, Taf. 22, Fig. 7, Taf. 23, Modellfig. 2, Taf. 21), so daß nur noch ein Streifen ihrer hinteren Wand aus dem Perikard herausragt, so daß die Hohlvene ein- und die Kiemenarterie ausmünden kann. Man kann sich die Kiemenherzen zu einfachen Gefäßen verengert denken, die dann in diesem Streifen an der Wand des Perikards verlaufen würden (!).

Modellfig. 3 zeigt die am weitesten nach unten vordringenden Aussackungen des Perikards; dieselben liegen dem Ektoderm der als Kiementaschen bezeichneten Teile der Mantelhöhle in charakteristischer Weise an, was für das Verständnis der Gonodukte, resp. ihrer Entwickelung von Bedeutung ist (s. p. 256). Am Grund der Perikardzipfel bemerkt man je eine spaltförmige, nach innen und rückwärts gerichtete Oeffnung; dies sind die Nierentrichter. Dieselben führen in zwei kurze Kanäle, deren Mündungen in die Nieren auf der anderen Seite der Modellplatte (Modellfig. 3a) zu sehen sind.

Fig. 5, Taf. 23 gibt einen Schnitt wieder, auf dem die Renoperdikardialgänge längs getroffen sind (vergl. auch Fig. 12, Taf. 22 und Fig. 7, Taf. 23); dieselben stellen kurze Kanälchen dar, die von etwa kubischem Epithel ausgekleidet sind. Dieses färbt sich stärker als das Mesenchym und tritt auf diese Weise deutlicher hervor.

Ich habe mich lange gemüht, die Entstehung dieses Ganges klar nachzuweisen; es schien mir wichtig zu wissen, ob er von der Niere oder dem Perikard aus entstehe. Ich konnte weder das eine, noch das andere finden, vielmehr entsteht die Bildung aus undifferenziertem Mesoderm, als Fortsetzung der Zerspaltung desselben für die Differenzierung des Perikards. Auf manchen Präparaten hat dieselbe immerhin einen Charakter, der dem einer Ausstülpung vom Perikard sehr nahe kommt; es betrifft dies jüngere Stadien, auf denen die Oeffnung in die Niere vielfach noch fehlt. Distaso beschreibt an einem Embryo von Stadium III oder III—IV den Uebergang des unteren Perikardzipfels in ein feines Röhrchen, das im Mesenchym endigt. Seine Abbildung (Fig. 20) läßt mich vermuten, daß dieses Röhrchen eine minimale Bildung darstellt, obwohl er es sicher mit möglichster Deutlichkeit gezeichnet hat; ich denke, daß es sich einfach um die untere Spitze des Perikardzipfels handelt, der noch im Vordringen begriffen ist, denn die Stelle liegt neben dem Vorhof auf gleicher Höhe mit demselben, während der ausgebildete Perikardzipfel (Stadium IV) beträchtlich tiefer reicht. An der Stelle der feineren Oeffnungen

ins Mesenchym finden wir also später das Perikard mit weitem Lumen, was nach meiner Darstellung von der Art wie dasselbe vordringt, wohl zu deuten ist ohne irgendwelche, geschweige denn so kühne Hypothesen, wie DISTASO sie aufstellt. Es ist nicht denkbar, daß es sich um eine wohldefinierte Bildung von besonderem morphologischen Wert handle, es sei denn, daß die histologische Differenzierung bei Sepia früher vor sich gehe und das Perikard schon, bevor es seinen definitiven Stand erreicht hat, eine Nierenspritze anlege — im obigen Sinne. Jedenfalls hat der Autor die Bildung des Renoperikardialganges nicht genau verfolgen und das Verhältnis desselben zu seinem Fund nicht feststellen können, und ich begreife schon deshalb nicht, weshalb er ihm so große Bedeutung beimißt; denn sogar, wenn es sich um ein wohl und besonders charakterisiertes Gebilde handelte, läge kein Grund vor, dasselbe mit den „Cölomodukten" von Nautilus zu vergleichen, die nicht feine Oeffnungen des Perikards ins Mesenchym, sondern nach außen führende Kanäle darstellen (vergl. Fig. 8, Taf. 23, wo die Oeffnung in die Niere auf dem Schnitte nicht mitgetroffen ist). Auch sonst wäre mir kein Grund bekannt, der die Annahme eines Nautilusstadiums in der Entwickelung von Sepia rechtfertigen würde.

Auf jüngeren Stadien besteht der Renoperikardialgang noch nicht; dabei hat man sich zu erinnern, daß auf dem Stadium III weder Niere noch Perikard soweit herunter reichten, ihre jetzt kommunizierenden Teile also überhaupt noch fehlen. Indem sich das Lumen beider Organe in diese Gegend fortsetzte, näherten sich dieselben unter dem Vorhof und traten in Verbindung. Das Verbindungsstück ist äußerst kurz und eng, so daß es früher regelmäßig übersehen werden konnte.

Eine Präformation des Renoperikardialganges als weite Kommunikation früher, oder nur wenig jüngerer Stadien, wie FAUSSEK dies angibt, ist also überhaupt nicht denkbar; außerdem besteht zwischen der Annäherung von Niere und Perikard auf früheren Stadien (II und III), die FAUSSEK in dieser Weise darstellte, eine unüberbrückbare Trennung durch den Vorhof des Herzens (vergl. Fig. 11 und 12, Taf. 22). Ein Vergleich der Modellfiguren 2a und 3a zeigt deutlich, wie Niere und Perikard sich zueinander verhalten; wir finden eine Annäherung in Form des Renoperikardialganges unter dem Vorhof (3a); eine zweite in Form von Aussackungen, die über den Vorhof weggreifen.

Die Niere ist auf Modellfig. 2a in maximaler Ausdehnung zu sehen: sie legt sich in charakteristischer Weise um die Hohlvenen herum. Ihre oberen Spitzen verschieben sich ganz auf die Hinterseite derselben (Modellfig. 1a), die unteren auf die Außenseite (Modellfig. 3a). Die Niere stellt also ein plattes, langgestrecktes Säckchen dar, das die Hohlvene auf einem beträchtlichen Teil ihres Verlaufes begleitet. Die Lagebeziehung zum Perikard im allgemeinen ist aus der Fig. 7, Taf. 23, zu ersehen, auf der allerdings nur ihre Enden dargestellt sind. Auf einem mehr medianwärts gelegenen Schnitt wäre sie in ganzer Ausdehnung zu sehen mit der Nierenmündung des Renoperikardialganges und der Aussackung nach unten-außen und hinten, welche den Vorhof umgibt. Die untere (hintere) Nierenspitze liegt in einer Vorwölbung des Ektoderms, welche der Nierenpapille entspricht. Eine äußere Oeffnung fehlt sicher: die Nierenhöhlungen bilden also mit dem Perikard ein System von Hohlräumen, das nach außen vollkommen geschlossen ist. Die morphologische Zusammengehörigkeit dieses „Cölomsystems" tritt in dieser Einfachheit um so mehr hervor, als dasselbe von einem einheitlichen Epithel ausgekleidet wird; dieses geht vom Perikard durch die Nierenspritze auf die Nieren über (Taf. 23, Fig. 5). Die äußere Nierenöffnung müßte sich auf Fig. 7 finden; wie man sieht, ist das Nierenlumen an dieser Stelle von der Mantelhöhle durch Nierenepithel, Ektoderm und eine dünne Mesenchymlage getrennt.

Die Gonade zeigt histologisch keine wesentliche Differenzierung, behält vielmehr ihren Charakter vom Zeitpunkt ihres Erscheinens bis in die spätesten Embryonalstadien bei. Ihre Lage ist jetzt die definitive (Taf. 23, Fig. 4 und 8; Taf. 22, Fig. 14; Taf. 21, Modellfig. 1), vorn-oben in das Perikard hereinhängend, dessen geschlossenes Epithel durch sie nach innen gebuchtet erscheint. Nach vorn liegt sie frei gegen den Sinus posterior, der in seinem obersten Teil durch das Perikard schon größtenteils verdrängt und seines Zusammenhangs mit den Abdominalvenen beraubt ist. Ihre ursprüngliche Lage in dem dorsal vom Herzen gebildeten Mesenterium ist noch auf Fig. 4, Taf. 23 zu erkennen, wo dasselbe in beträchtlichen Resten erhalten ist. (Der Embryo, von dem dieser Schnitt stammt, ist etwas jünger als der im Modell dargestellte: er besitzt auch noch keine offene Nierenspritze.)

Die Figg. 4 und 5, Taf. 23, geben die histologischen Verhältnisse dieses Stadiums wieder. Das Perikardepithel ist in allen Teilen deutlich, es zeigt keinerlei Unterbrechungen, Wucherungen

etc.; sämtliche Organe oder Organanlagen liegen außerhalb desselben. Seine Struktur ist die eines sehr gleichmäßigen, zarten Plattenepithels. Eine Veränderung tritt nur ein, wo das Perikard in die Nierentrichter übergeht; daselbst erhöht sich das Epithel bedeutend und geht in dieser Form in das des Renoperikardialganges und der Niere über.

Auch die Begrenzung der Niere hat die Form eines Plattenepithels von allerdings viel weniger flachen Zellen; die der Hohlvene zugekehrte Seite weist ein kubisches bis zylindrisches Epithel als die bereits bekannte Anlage der Venenanhänge auf.

Die Gefäßwandungen, mit Einschluß derjenigen des Herzens und Kiemenherzens, zeigen eine mesenchymatöse, pseudoepitheliale Beschaffenheit, welche ihrer Entstehung entspricht; stellenweise sieht man genau reihenweise angeordnete Kerne auf den Schnitten, dann wieder unregelmäßig mehrzeilige Anordnung. Die Kiemenherzwand enthält als eine nach innen gerichtete Wucherung die Anlage der Perikardialdrüsen. Es ist im früheren gezeigt worden, daß dieselben nicht etwa durch Wucherung entstehen, sondern im undifferenzierten Mesoderm bereits enthalten waren und bei der Entwickelung der Hohlräume dann an dieser Stelle heraustraten.

Stadium V.

Einige bemerkenswerte Momente der späteren Entwickelung sollen noch an einem V. Stadium zur Beobachtung kommen.

Dasselbe charakterisiert sich in der äußeren Erscheinung durch bedeutende Fortschritte. Zu beobachten sind: die beginnende Verkleinerung des äußeren Dottersackes, die Reduktion der Augenstiele, die beträchtliche Größenzunahme des Embryos. Der Eingeweidesack hat sich in die Höhe ausgezogen; Mantel und Trichter sind funktionsfähig, so daß herauspräparierte lebende Embryonen bereits rasch und geschickt zu schwimmen vermögen. Auffallend ist auch das Erscheinen der Chromatophoren, welche in sehr geringer Zahl und regelmäßiger Verteilung vorhanden sind und in ihrer Tätigkeit unter dem Mikroskop leicht verfolgt werden können.

Wie in der äußeren Form, so sind auch in der inneren Organisation starke Annäherungen an die Gestaltung des erwachsenen Tieres zu konstatieren; andererseits beginnt die topographische Verschiebung, welche durch die sekundäre Entwickelung und Größenzunahme des inneren Dottersackes veranlaßt wird. Derselbe

hat die Tendenz, in Form eines zweiteiligen Zapfens (vergl. das Stadium IV) den oberen Teil des Eingeweidesackes auszufüllen. Vorläufig ist er noch von geringem Durchmesser, so daß die Deformation nicht auffällt, reicht aber bereits bis gegen die obere Spitze des Eingeweidesackes.

1. Blutgefäßsystem.

Durch die Entwickelung des inneren Dotters ist vorläufig in erster Linie der hintere Sinus betroffen, der durch den ersteren zum größten Teil ausgefüllt wird und sich nur in geringen Resten erhält; dieselben bespülen von vorn her die Gonadenanlage (siehe Fig. 10, Taf. 23), lateral stehen sie noch immer in Verbindung mit den Mantelvenen. Nach unten setzt sich der Sinus posterior in einen Blutraum fort, der den Magen begleitet und einige Aehnlichkeit im Habitus mit einem Darmsinus hat (s. Fig. 15, Taf. 22), er liegt aber nicht zwischen Perikardepithel und Darmepithel, sondern in dem Mesoderm, das den Magen umgibt; stellenweise stößt er an das Perikardepithel, niemals an das des Magens (siehe Fig. 9, Taf. 23). Die weitere Entwickelung wie auch die Topographie lehren, daß es sich nicht um einen echten (wenn auch sekundär ausgebildeten) Darmsinus handelt, sondern um ein Gefäß, nämlich die Vena genitalis. Während diese auf der rechten Seite des Magens verläuft, erscheint ein ähnlicher Blutraum auch auf der linken Seite desselben, dieser reicht aber nicht so weit nach oben, um die Genitalanlage resp. den sie bespülenden Teil des Sinus posterior zu erreichen (vergl. Fig. 15, Taf. 22 mit Fig. 9, Taf. 23). Auf der letzteren Figur, die einer anderen Serie entnommen ist, fehlt die linke Gefäßanlage, die nichts anderes als eine Vena mesenterica sein kann, in dieser Höhe noch. Nach unten setzen sich beide Gefäße symmetrisch auf die Lebergänge fort (Fig. 16, Taf. 22), um dann in die Hohlvenen zu münden (vergl. Textfig. 1). Es ist aus den Figuren zu ersehen, daß es sich um zwei durchaus nach symmetrischem Typus angelegte Gefäße handelt, die eine Arbeitsteilung eingegangen sind. Bei älteren Stadien von Sepia, die ich untersucht habe, war die Vena genitalis wohl und in gleicher Weise entwickelt, während die Vena mesenterica nur an ihrer Wurzel deutlich ausgebildet war. Vena cava, Vena abdominalis, die Mündung in die Kiemenherzen, zeigen keine prinzipiellen Fortschritte — die Vena pallialis mündet noch immer in einen Rest des Sinus posterior und hat durch die Vena genitalis eine Verbindung mit den Hohlvenen; ihre eigene proximale Fort-

setzung vom Kiemenband zur Kiemenbasis (vergl. Fig. 15, Taf. 22) und zwischen Perikard und Kiemenherz nach der Hohlvene ist noch nicht ausgebildet.

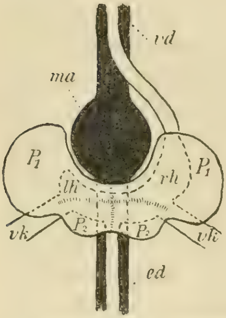
Ein Querschnitt durch das Kiemenherz mit Perikardialdrüse ist auf Fig. 11, Taf. 23 dargestellt; man sieht, daß die letztere jetzt nach außen gebuchtet erscheint, sich aber zu Perikardepithel und Kiemenherzwand verhält wie früher. Einen wesentlichen Fortschritt in ihrer Entwickelung weisen auch die älteren Stadien nicht mehr auf. Auf manchen Präparaten habe ich in der Drüsenanlage ein Lumen gefunden, das vom Kiemenherzhohlraum getrennt war und farblosen Inhalt hatte. Da dieses Verhalten nicht allgemein war, weiß ich nicht, ob es typisch ist.

Das Kiemengefäßsystem hat mit der weiteren Entwickelung der Kiemen selbst Schritt gehalten; seine Entwickelung im einzelnen habe ich nicht verfolgt.

Fig. 16, Taf. 22 zeigt die Vorhöfe des Herzens in ihrem typischen Verhältnis zu Perikard und Niere. Das Herz selbst hat keine auffallenden Veränderungen seiner Gestalt aufzuweisen (Fig. 15, Taf. 22).

2. Cölomsystem.

Das Perikard hat in charakteristischer Weise die Umwachsung des Herzens fortgesetzt. Textfig. 11 stellt diesen Vorgang und die daraus unmittelbar resultierenden Verhältnisse dar. Die Umlagerung vollzieht sich von den Seiten, von vorn und hinten durch vier Aussackungen des unpaaren Perikards (P, P, P_1, P_1), zwei vordere und zwei hintere. Dieselben sind auf der Höhe des Herzens getrennt durch die Vorhöfe, auf früheren Stadien außerdem durch die Perikardialdrüsen (vgl. Fig. 3 und 4, Taf. 23). Diese vier Aussackungen sind bis in die frühesten Stadien zurück zu verfolgen (Fig. 7 und 2, Taf. 22). Wie zu erwarten ist, treten dieselben unter dem Herzen zusammen unter Bildung eines „Aufhängeapparates“ in Form eines Kreuzes. Die quergestellten Teile desselben reduzieren sich bald, indem das Perikard verschmilzt, und die lateralen Teile des Herzens liegen frei in demselben — die Verbindung mit der Wand wird durch den eintretenden Vorhof



Textfig. 11. Schema der Lagebeziehungen von Darm, Herz + Perikard (von oben gesehen). Stadium IV—V.

hergestellt. Das sagittale Band bleibt als kurzes Mesenterium des Herzens bestehen und verbindet dasselbe mit der Basis des Perikards resp. dem darunterliegenden Enddarm. Nach vorn geht es auch auf den Magen über. Die Aortenwurzel wird in der Weise umwachsen, daß eine besondere Perikardspalte zwischen ihr und dem Magen nach unten dringt. Das angedeutete Mesenterium reduziert sich gleich, so daß dann die Aortenwurzel ebenfalls frei durch das Perikard zieht.

Distaso hat in seiner Arbeit eine völlig abweichende Darstellung von der Entstehung des Herzens gegeben; d. h. er beschreibt das Herz eines Stadiums, das kaum wesentlich jünger als das jetzt behandelte ist, von vorgefaßten Gesichtspunkten aus unter Nichtbeachtung der genaueren Topographie und ohne die frühen Stadien der Herzentwickelung (II—IV) zu berücksichtigen. Zur Kritik derselben verweise ich auf meine Fig. 15 und 16, Taf. 22, die leichter als seine Fig. 26 eine Einsicht in die interessierenden Verhältnisse gestatten.

Nach Distasos Figur ist der Mitteldarm umgeben von einem Blutsinus, der sich in eine Einsackung der Perikardwand fortsetzen soll; aus der letzteren entstünde dann die Herzmuskulatur.

Dieser Darstellung muß ich erstens meine bisherige Darstellung der Herzentwickelung entgegenhalten, welche auf viel vollständigeren Beobachtungen beruht, da ich annehmen muß, daß Distaso die frühen Stadien der Herzentwickelung nicht gesehen hat. Aber auch auf dem Punkte, wo dieselbe einsetzt, nämlich auf einem Stadium, wie wir es vor uns haben, ist dieselbe äußerst anfechtbar: Eine Betrachtung der Fig. 15, Taf. 22, könnte wirklich den Anschein erwecken, als ob der Mitteldarm von einem Sinus teilweise umgeben wäre. Wie wir wissen, ist dies nicht der Fall, sondern wir haben, wie p. 251 ausgeführt wurde, zwei wohldefinierte Gefäße vor uns, deren Aehnlichkeit mit einem wirklichen Darmblutsinus nur eine sehr oberflächliche ist. Wenn wir dieselben gegen das Stadium IV zurückverfolgen, finden wir an ihrer Stelle sinöse Gewebelücken, wie wir sie aus der Gefäßentwickelung allgemein kennen. Dieselben sind bestrebt, eine neue Verbindung des Sinus posterior mit den Hohlvenen herzustellen, nachdem dieser durch die Erweiterung des Perikards von den Venae abdominales abgeschnürt worden ist. Dann scheint es mir überhaupt ein sehr eigentümlicher Gedanke zu sein, das Herz von einem venösen Sinus abzuleiten; wie wir gesehen haben, ist der Sinus posterior eine speziell mit der Venenentwickelung verknüpfte Bildung (siehe auch

p. 259). Wenn also einerseits ein genetischer Zusammenhang der Herzanlage mit dem Sinus posterior resp. einem von diesem aus entstandenen Darmsinus nicht besteht, so ist andererseits das differenzierte Herz von demselben, d. h. eigentlich der Vena genitalis, vollkommen geschieden. (Die topographischen Beziehungen an der entscheidenden Stelle sind auf der Fig. 9, Taf. 23 dargestellt.) Drittens könnte auch ein ideeller morphologischer Zusammenhang mit einem solchen Sinus nicht begründet werden. Ein Darmsinus, wie er für die Ableitung des Herzens in Betracht kommen könnte, müßte den Enddarm umgeben, nicht Magen und Leber.

Die Niere des V. Stadiums ist auf Fig. 16 in maximaler Ausdehnung zu sehen. Wenn man dieselbe mit Fig. 2a, Taf. 21 vergleicht, konstatiert man einen beträchtlichen Fortschritt. Die Anlagen haben sich mächtig erweitert und sind in der Mittellinie an zwei Stellen zusammengestoßen. Die eine ist auf der Fig. 16 getroffen. Sie liegt in der mittleren bis oberen Partie der Nieren hinter den Hohlvenen. Auf manchen Präparaten sind die Lumina noch durch eine doppelte Lamelle getrennt, auf andeıen, wie dem dargestellten, ist dieselbe bereits teilweise resorbiert und auf diese Weise die obere Kommunikation der Nieren hergestellt. Die untere ist ebenfalls vorbereitet, indem die Nieren hinter der Bifurkationsstelle der Vena cephalica zusammengestoßen sind. Obwohl die Verbindung noch nicht offen ist, wenden sich die betreffenden Teile der Nieren wieder etwas nach oben und deuten so (in paariger Form) den unpaaren Nierensack an (p. 256 Textfig. 12).

Die Fig. 16 zeigt noch eine bemerkenswerte Erscheinung, die mit der Differenzierung der Venenanhänge zusammenhängt: das Nierenepithel hat sich von den Hohlvenen abgehoben und so einen weiten Spaltraum gebildet, der mit farblosem Inhalt versehen ist, also kein Blut enthält.

Die auf Fig. 16 dargestellten unteren Zipfel des Perikards verjüngen sich in die Nierenspritze, die jetzt das Maximum ihrer relativen Weite hat, aber sehr kurz geblieben ist und gegen das Perikard nicht deutlich abzugrenzen ist — es scheint sich kaum mehr um einen Kanal, sondern eher nur um eine einfache Oeffnung zwischen den beiden Organen zu handeln.

Fig. 10, Taf. 23 gibt die Gonadenanlage dieses Stadiums wieder und zeigt ihr Verhältnis zum Perikardepithel, zum Sinus posterior und zum Dotter. Ihre Zellen weisen kaum eine klare

Differenzierung in Stromazellen und Keimzellen auf, sind dagegen sehr wohl von den anliegenden Mesenchymzellen zu unterscheiden.

Weitere Entwickelung.

Die weitere Entwickelung des Blutgefäßsystems bringt wenig Neues mehr, soweit die wesentlichen Elemente in Frage kommen. Ein Embryo, der etwa die Ausbildung der Fig. 661 des Lehrbuches von Korschelt und Heider zeigt, weist die Entstehung der proximalen Teile der Mantelvenen auf (vergl. p. 259), worauf die in der Einleitung erwähnten Teile der Organisation (vergl. Textfigur 1) vollständig sind. Diese Ausbildung der Mantelvenen geht Hand in Hand mit der Abschnürung des zugehörigen Teiles des Sinus posterior von dem übrigen Rest desselben, der die Gonade bespült und in die Vena genitalis übergeht. Die vollständige Reduktion des Sinus posterior habe ich nicht verfolgen können — es ist möglich, daß er sich in geringen Resten in der Gegend der Gonade erhält; vielleicht spielt er nochmals eine Rolle bei der Verbindung der Gonade mit der Arteria genitalis, welche auf den Stadien, die ich besessen habe, nicht stattfindet.

An dieser Stelle muß ich noch bemerken, daß ich mit der Benennung resp. Homologisierung einiger Gefäße durch Distaso nicht einverstanden bin [1]). Das mit *ag* bezeichnete Gefäß seiner Fig. 9 ist wohl der Anfang einer Vena genitalis, nicht das Ende der Arteria genitalis, die auf solchen Stadien von Sepia noch fehlt; die „hintere Aorta“ erreicht diese Region weder beim Embryo von Sepia noch bei dem von Loligo [2]). Das mit *ad* bezeichnete Gefäß seiner Fig. 11 ist der proximale Teil der Vena pallialis, von dem entsprechenden Sinusabschnitt geht die distale Mantelvene aus. Distaso nennt es Vena intestinalis [3]). Das mit *vp* bezeichnete Gefäß der Fig. 13 ist die Vena abdominalis resp. der absteigende Ast der Hohlvene, und keine Vena genitalis. Man braucht sich daher auch nicht zu wundern, daß dieselbe keine direkten Beziehungen zur Gonade hat.

Das Cölomsystem eines Embryos von Stadium V unterscheidet sich von dem des erwachsenen Tieres in drei wichtigen Punkten:

1) Es fehlen die äußeren Nierenöffnungen;

---

1) Vergl. Distasos Arbeit p. 632.
2) Vergl. Distasos Arbeit p. 574 unten.
3) Vergl. Distasos Arbeit p. 574 oben.

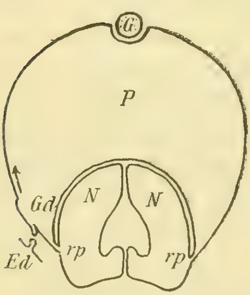
2) die Genitaltasche ist noch nicht ausgebildet und die Gonade noch undifferenziert;

3) die Geschlechtsleiter sind noch nicht vorhanden.

Ueber die Ausbildung des Gonoduktes hat eine neuere Arbeit von Döhring Aufschluß gegeben; leider habe ich die von ihm dargestellten interessanten Entwickelungsvorgänge nicht nachuntersuchen können, da dieselben erst postembryonal vor sich gehen. Meine ältesten Embryonen (Stadium VII) zeigen eben die paarigen ersten Anlagen der Eileiterdrüsen. Dieser Befund ist mir insofern sehr willkommen, als er den unmittelbaren Anschluß der Döhringschen Arbeit an die meinige erlaubt. Derselbe ist bemerkenswert, da er für die ursprüngliche Paarigkeit der Leitungswege zeugt.

Textfig. 12 stellt schematisch das Cölomsystem eines Embryos von Stadium V dar, in welches die Anlage des Gonoduktes nach Döhring eingezeichnet ist.

Derselbe entsteht in Form einer Rinne des Perikards, welche sich von unten nach oben (in der Richtung des Pfeils) entwickelt und abschnürt. Das untere Ende des so gebildeten Röhrchens tritt in Verbindung mit einer Ektodermeinstülpung, der Anlage der Eileiterdrüse, und mündet später durch diese nach außen. Die Bildung befindet sich an der Stelle $\times n$ eines Schnittes, der der Fig. 15, Taf. 22 entspricht, am unteren Perikardzipfel, welcher durch die Nierenspritze in die Niere führt und wächst von da in der angedeuteten Weise nach der Gonade hin. Diese Lage scheint mir bedeutsam zu sein. Es ist klar, daß eine Rinne an dieser Stelle zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte durch die Niere dienen könnte; dies dürfte dem ursprünglichen Zustand entsprechen, die Abschnürung der Rinne in Verbindung mit einer ektodermalen Drüse wäre dann eine sekundäre Anpassung.



Textfig. 12. Cölomsystem des Stadiums V. (Links die erst später sich ausbildenden Anlagen von Eileiterdrüse und Gonodukt eingezeichnet.)

Wesentlich ist bei dieser Ueberlegung, daß sie die Möglichkeit ergibt, den Leitungsapparat der Cephalopoden aus einem ursprünglichen Nierenwege abzuleiten auf Grund spezieller topographischer Beobachtungen am Embryo.

Zusammenfassung.

1. Allgemeines.

Die frühen Entwickelungsvorgänge, wie sie besonders an den Stadien I—III dargestellt worden sind, stehen unter dem Druck einer frühen und sehr starken Bildung von Mesenchym, von welchem die Anlagen des Cölomsystems zuerst absolut nicht zu unterscheiden sind. Wir haben es nicht mit geringen und einfachen Anlagen zu tun, die sich vergrößern, ihre Gestalt verändern, sich spalten — überhaupt durch Wachstumsvorgänge ihre Differenzierung erreichen, sondern die Entwickelung nähert sich sehr einem idealen Typus, nach dem das gesamte Zellmaterial, welches einen differenzierten Embryo zusammensetzt, erst durch Teilungen erzeugt würde, worauf die Differenzierung im wesentlichen in der Bildung der Hohlräume bestünde mit gleichzeitiger oder nachfolgender Charakterisierung der Gewebe. Wirklich haben wir nur einen Fall gesehen, wo eine Organanlage ohne Lumen sichtbar wird; dies betrifft die Nierenanlage (Fig. 2, Taf. 23).

Es ist klar, daß eine solche sekundär verwischte Entwickelungsweise die Beantwortung von Fragen nach der genetischen Verwandtschaft der Gewebe und Organanlagen meist nicht nur erschwert, sondern verunmöglicht und zu ihrer Diskussion absolut ungeeignet ist. Die Spaltung von Anlagen kann in weitgehendem Maße im undifferenzierten Mesoderm vor sich gehen und es erscheinen dann vollkommen selbständige Bildungen, die durch nichts ihren primären Zusammenhang verraten. Histogenetische Feststellungen können erst am differenzierten Embryo gemacht werden; die dargestellten Entwickelungsvorgänge von Loligo geben dafür keine Anhaltspunkte.

Auch rein topographische Feststellungen müssen mit großer Vorsicht gemacht werden und können nur mit Berücksichtigung der speziellen Entwickelungsbedingungen eine Deutung erfahren; a priori ist anzunehmen, daß die Verhältnisse der primären Leibeshöhle (resp. des Blutgefäßsystems) in ihrer Durchsichtigkeit wesentlich gestört sein werden, da an ihre Stelle gerade das Mesenchym dem Raume nach getreten ist (!).

Wir finden bei anderen Molluskenembryonen eine weite primäre Leibeshöhle, die von Blutflüssigkeit erfüllt ist; indem dieselbe allmählich durch die Entwickelung des Mesenchyms eingeschränkt wird, entsteht als Rest ein aus Sinusbildungen und echten Gefäßen bestehendes Blutgefäßsystem.

Bei Cephalopodenembryonen wird durch die frühe Entwickelung von Mesenchym die Ausbildung einer primären Leibeshöhle anfangs unterdrückt und das Gefäßsystem entsteht erst nachträglich in einer Form, die direkten Bezug hat auf die Topographie des erwachsenen Tieres. Es ist selbstverständlich, daß man da nicht nach uralten Bildungen zu suchen braucht und selbst da, wo man solche vor sich zu haben glaubt, mit Skepsis verfahren muß. Wenn sich z. B. auf späteren Stadien eine Art Darmsinus bilden würde, wäre es mehr als fraglich, ob derselbe etwas zu tun hätte mit einer phylogenetisch alten und aus der vergleichenden Anatomie vielfach bekannten Organisation; ganz abgesehen davon müßten die speziellen physiologischen und topographischen Verhältnisse genauer studiert werden, ehe auf Grund einer voreiligen Homologisierung weitere Ueberlegungen gemacht werden könnten.

2. Das Blutgefäßsystem.

Alle Teile des Blutgefäßsystems entwickeln sich als sekundäre Lücken im Mesoderm, indem das anfänglich dichte Zellenmaterial derselben sich erst unter Bildung von Intercellularen auflockert, welche nachher zu ausgedehnteren netzartigen Gewebelücken zusammenfließen. Aus diesen entstehen Gefäße und Sinusbildungen, welche unter Einschränkung des Lumens und Definierung der Wandungen wieder zu eigentlichen Gefäßen werden können. Die Begrenzung wird einfach durch die umliegenden Zellen gebildet, die dabei mehr oder weniger deutlich die Struktur eines Epithels annehmen können. Die so entstandene Gefäßwand liefert auch die Muskulatur der kontraktilen Teile, speziell des Herzens und Kiemenherzens.

Alle Bluträume sind gleich bei ihrem Erscheinen mit Blut gefüllt, ja es scheint, daß dieses bei ihrer Bildung die aktive Rolle spiele; die Gefäße differenzieren sich denn auch in der Richtung des späteren Blutstromes: Hohlvenen, Kiemenherzen, Vorhöfe, Herzkammern, Aorten.

Von besonderer Bedeutung für die Entwickelung des Venensystems ist der Sinus posterior; derselbe ist eine vorübergehende Bildung, die höchstens in unbedeutenden Resten als Sinus in die Anatomie des Erwachsenen übergeht. Er hängt wesentlich von mechanischen und Raumbedingungen im Embryo ab, indem er zuerst (Stadium II—III) den Embryo über den Dotter erhebt, um Raum für die Organentwickelung, speziell des Perikards, zu schaffen, durch das er (Stadium IV) dann wieder verdrängt wird. Seine

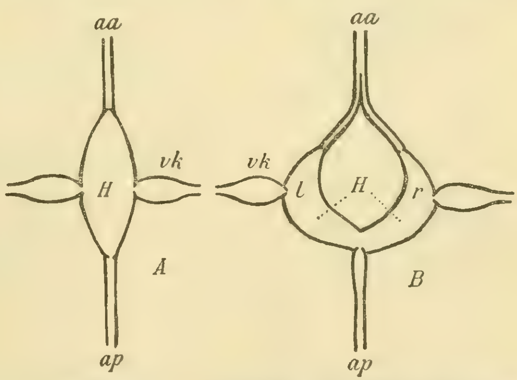
vollständige Verdrängung geschieht durch den sekundär sich ausbildenden inneren Dottersack (Stadium V und folgende).

Morphologisch ist er durch Zusammenfließen venöser Gefäßanlagen entstanden zu denken, nämlich der Vena abdominalis, pallialis, genitalis, die sich dann wieder in charakteristischer Weise aus ihm herausbilden.

Auf frühen Stadien (III) gehen die Mantelvenen zentrifugal, die Abdominalvenen zentripetal von ihm aus. Durch seine Hauptmasse zwischen Schalendrüse und Perikard wird die Genitalanlage bespült. Auf Stadium IV werden die Abdominalvenen mit Resten des Sinus durch die Perikardentwickelung abgeschnürt. Durch sinöse Gewebelücken als Anlage der Vena genitalis wird eine neue Verbindung mit dem Venensystem angestrebt, die auf Stadium V in voller Deutlichkeit zu erkennen ist. Durch das sekundäre Eindringen des inneren Dotters (Stadium VI) wird die Mantelvene mit einem Rest des Sinus abgeschnürt. Von diesem Rest aus entsteht der proximale, zur Vena cava führende Teil derselben.

Besonderes morphologisches Interesse verdienen die Beobachtungen über die Herzentwickelung nach vollkommen zweiseitigem Bauplan.

Als Grundform des Dibranchiatenherzens nimmt man bisher die nebenstehend skizzierte (Fig. 13 A) an. Es hat sich erwiesen, daß dieselbe vielmehr nach dem Schema B zu denken ist. Von dieser wären die verschiedenen Formen der asymmetrischen Dibranchiatenherzen abzuleiten. Eine vergleichend - anatomische Untersuchung dieser Verhältnisse dürfte nicht ohne Interesse sein.



Textfig. 13. Schemata zur Morphologie des Dibranchiatenherzens. Links nach älterer Auffassung, rechts nach meinen Beobachtungen korrigiert.

Die Vermutung liegt nahe, daß die Paarigkeit der Herzkammer bei den Dibranchiaten eine sekundäre ist und auf einer Entwickelungshemmung durch den Dotter beruht.

Die Schlinge der beiden Herzkammern umgibt die Magenmasse, an deren Stelle auf früheren Stadien (III, vergl. Textfig. 5) der

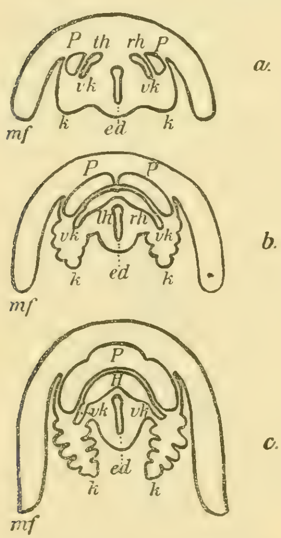
mediane Zipfel des inneren Dottersackes liegt. Dieser dringt auf Stadium II und I noch weiter nach oben und kann so die Ursache einer Teilung der Anlagen bilden. Mit dem Rückzug des Dotters (Stadium III) wird eine Vereinigung derselben möglich, aber nur für die hintere obere Partie; die nach vorn-unten ziehenden Aortenwurzeln werden durch den Dotter auseinandergehalten.

Diese Erklärung hat nichts Unwahrscheinliches und findet Analoga in der Embryologie resp. Anatomie gewisser Muscheln und Vertebraten (man denke speziell an die Herzbildung von Arca).

Immerhin ist eine vergleichende Untersuchung notwendig, bevor man ein bestimmtes Urteil über diesen Punkt abgeben kann.

3. Das Cölomsystem.

Das Perikard erscheint jederseits als ein mehr oder minder bestimmt umschriebener Spaltraum im Mesoderm — außerhalb und über den Herzanlagen gelegen. Es besitzt nicht wie die Gefäßanlagen ein Vorstadium mit schwammig sinöser Auflockerung des Gewebes. Die deutliche epitheliale Begrenzung differenziert sich nachträglich aus den auseinandergeschobenen Zellen in dem Maße, wie das Lumen seine Ausbildung erreicht, doch hat es den Anschein, als ob dieselben von Anfang an einen gewissen Zusammenhang besäßen. An den Stellen, wo das Perikard noch in lebhaftem Vordringen begriffen ist, fehlt stets das deutliche Epithel, so in der Gegend, wo die Ausbildung der Nierenspritze stattfindet.



Textfig. 14. Entwickelung von Herz und Perikard in drei Stadien (II—IV).

Wo die definitive Lage im wesentlichen erreicht ist, erscheint das Perikard immer von einem außerordentlich dünnen Plattenepithel mit seltenen Kernen ausgekleidet.

Die Perikardanlagen erscheinen zuerst ganz weit auseinander, dem Ektoderm der Mantelhöhle fast anliegend. In ihrer weiteren Entwickelung folgen sie den Herzanlagen, während diese der Medianebene zustreben, und legen sich allmählich von der Seite und von oben her um dieselben herum. Das neugebildete Herz ist

dann von den beiden Perikardialsäcken in seiner ganzen Querausdehnung überlagert, wobei die letzteren unter vorübergehender Bildung eines dorsalen Mesenteriums miteinander verschmelzen.

Das unpaare Perikard setzt nun in typischer Weise die Umwachsung des Herzens fort, wobei das letztere vollständig aus dem Zusammenhang mit dem umliegenden Mesenchym herausgelöst wird und nur in seinem medianen Teil durch ein kurzes Mesenterium mit dem darunterliegenden Enddarm verbunden bleibt.

Die Nierenspritze entsteht als feine spaltförmige Kommunikation im Mesoderm zwischen dem untersten Zipfel des Perikards und dem unteren Ende der Niere; dieselbe zeigt sich von Anfang mit einem mehr oder minder deutlichen kubischen Epithel ausgekleidet, welches in das der Niere einer- und das des Perikards andererseits übergeht. Die trichterförmige Erweiterung gegen das Perikard zeigt dieselbe histologische Beschaffenheit wie der Gang selbst.

Von einem als Genitaltasche abgekammerten Teil des Perikards ist bei den Embryonen keine Spur zu finden, vielmehr stellt dasselbe einen durchaus einheitlichen Hohlraum dar (Textfig. 12). Auch der Gonodukt entwickelt sich erst postembryonal durch Abschnürung einer Rinne vom Perikardepithel, die sich mit dem distalen Ende durch die Eileiterdrüse nach außen öffnet. Dieselbe bildet sich unter topographischen Beziehungen aus, welche vermuten lassen, daß es sich um einen ursprünglichen Nierenweg für die Geschlechtsprodukte handle.

Die Gonade erscheint als ein Häufchen heller Zellen zur Zeit des medianen Zusammentretens der paarigen Perikardanlagen im vorderen Teil des durch dieselben gebildeten Mesenteriums. Sie liegt von Anfang an außerhalb des Perikardepithels und behält ihre Lage und Beschaffenheit im allgemeinen durch die ganze Embryonalentwickelung bei. Nach Reduktion des Mesenteriums springt sie von vorn und oben leistenförmig in den oberen Abschnitt des Perikards vor.

Die Niere erscheint als solide Anlage neben der Hohlvene; dieselbe tritt aus dem Mesoderm heraus durch besondere Färbbarkeit und durch epitheliale Anordnung ihrer Kerne. Sie umfaßt mit einem Zipfel die Anlage des Vorhofes; diese Beziehung erhält sich beim älteren Embryo in der Form, daß der Vorhof teilweise in die Niere hineindrängt und durch dieselbe von unten, hinten und innen umfaßt wird.

Später entwickeln sich aus den Nierenanlagen flache Säcke,

die die Hohlvenen im ganzen Verlauf begleiten und sich von hinten und von der Seite um sie herumlegen. Das der Vene zugekehrte Epithel zeigt von Anfang eine charakteristische Verstärkung und stellt in dieser Form die Anlage der Venenanhänge dar. Später hebt sich dasselbe von der Vene ab, so daß ein Spaltraum zwischen den beiden Organen entsteht, der von einer durch Plasmafarbstoffe nicht färbbaren Flüssigkeit erfüllt wird.

Eine äußere Oeffnung fehlt der jungen Niere durchaus; sie scheint sich erst postembryonal zu bilden; jedenfalls habe ich dieselbe auch auf den älteren Stadien V—VIII nie finden können.

Das Cölomsystem des Stadiums IV ist also nach außen vollkommen geschlossen, unter sich durch die Nierenspritzen im Zusammenhang und von einem zusammenhängenden einschichtigen Epithel ausgekleidet. Außerhalb desselben liegt nun die Gonade, deren Verbindung mit dem Perikard sich erst postembryonal ausgestaltet.

Thesen.

1) Die Blutgefäße entstehen in Form von Gewebelücken in dem anfänglich dichten „Mesoderm“.

2) Die pseudoepithelialen Wandungen derselben werden direkt von den diese Lücken begrenzenden Mesodermzellen gebildet. Nirgends ist ein genetischer Zusammenhang zwischen Cölothel und Gefäßwänden (Herzmuskulatur) nachzuweisen.

3) Das arterielle Herz entsteht aus paarigen Anlagen, die sich nachträglich in der Mittellinie des Körpers vereinigen. Jede derselben bildet eine Herzkammer mit besonderer Aorta cephalica. Die Aorta posterior ist unpaar und geht vom medianen Teil des Herzens ab.

4) Im Laufe der weiteren Entwickelung obliteriert die linke Aorta cephalica und die zugehörige Herzkammer bleibt im Wachstum zurück. Sie stellt am erwachsenen Herzen nur einen Anhang dar, der die linke Kiemenvene aufnimmt.

5) Die Kiemenherzen erscheinen als sackartig erweiterte und ins Perikard hereinhängende zuführende Kiemengefäße.

6) Das Perikard entsteht in Form paariger Spalträume im „Mesoderm“; im Laufe der topographischen Differenzierung entwickelt sich aus den begrenzenden Zellen ein deutliches Epithel, das sich von außen an die pseudoepitheliale Wand des Herzens und Kiemenherzens herumlegt.

7) Durch Zusammentreten der paarigen Perikardanlagen in der Medianebene wird unter vorübergehender Bildung eines Mesenteriums das unpaare Lumen des Perikards hergestellt. Dasselbe liegt über dem Herzen und füllt den oberen Teil des Eingeweidesackes in Form einer geräumigen Leibeshöhle aus.

8) Die vollständige Verwachsung des Herzens geschieht von oben her durch 4 Zipfel des unpaaren Perikards (jederseits vor und hinter dem Vorhof); dieselben treten unter diesem zur Bildung eines kreuzförmigen Aufhängeapparates zusammen, von dem sich nur das sagittale Band als Mesenterium des Herzens erhält und dasselbe mit dem Herzbeutel, resp. dem darunter verlaufenden Enddarm verbindet.

9) Die Vorhöfe erscheinen als einfache Kiemenvenen, nicht als morphologische Bestandteile des Herzens; sie werden nicht ins Perikard aufgenommen.

10) Die Nieren differenzieren sich etwa gleichzeitig mit dem Perikard aus dem Mesoderm in Form von soliden Anlagen, die voneinander, wie auch von denjenigen des Perikards wohl geschieden sind.

11) Die Nierenanlagen stehen von Anfang in engster Beziehung zu den Hohlvenen, und das denselben zugekehrte Epithel stellt in Form einer deutlichen Verstärkung die Anlage der Venenanhänge dar.

12) Die Nierenspritze entsteht im Anschluß an die Ausbildung des Perikards und stellt einen feinen kurzen Kanal dar, der von einem kubischen Epithel ausgekleidet ist. Nach der Mündung in die Niere geht dasselbe einerseits in das Perikard, andererseits in das Nierenepithel über.

13) Das Cölomsystem besteht jetzt aus 3 Hohlräumen, dem paarigen der Niere und dem unpaaren des Perikards, die sowohl in ihrem Lumen wie in ihrer epithelialen Auskleidung zusammenhängen.

14) Die Gonade wird deutlich zur Zeit des medianen Zusammentretens der Perikardanlagen und liegt dann als ein undifferenzierter Haufen heller Zellen in dem vordersten Teil des Mesenteriums. Nach Reduktion des letzteren hängt sie als Leiste vorn ins Perikard herein, von dessen Epithel sie innen überzogen wird.

15) Der Gonodukt bildet sich als Rinne aus dem Perikardepithel, auf dem Wege zwischen Genitalanlage und Nierenspritze, in der Nähe der letzteren. Indem sie gegen die erstere zuwächst,

schnürt sich das distale Ende vom Perikard ab und tritt in Verbindung mit der als Ektodermeinstülpung entstandenen Eileiterdrüse.

16) Die paarige Anlage der letzteren zeugt für die ursprüngliche Paarigkeit der Geschlechtswege, während die genaueren topographischen Beziehungen für ihre Ableitung von einem ursprünglichen Nierenweg für die Geschlechtsprodukte sprechen.

Im Gegensatz zu früheren Arbeiten ist hervorzuheben:

1) daß kein primärer Zusammenhang zwischen Niere und Perikard besteht (Faussek);

2) daß dem Perikard niemals eine direkte Verbindung mit der Außenwelt zukommt auch keine solche angedeutet wird (Distaso);

3) daß die Herzanlage keinen Zusammenhang mit einem Sinus des Enddarms aufweist, indem ein solcher überhaupt nicht besteht. (Was Distaso als Darmsinus auffaßte, hat mit der Bildung des Herzens nichts zu tun, ist auch kein Enddarmsinus noch überhaupt ein Sinus, sondern die Anlage der Genitalvenen, die wie alle Gefäßanlagen eine sinöse Beschaffenheit zeigt und den Mitteldarm begleitet.)

Literaturverzeichnis.

1) Bobretzki, N. W., Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau, Bd. XXIV, 1877. [Russisch].

2) Brock, J., a) Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879.

b) Versuche einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.

c) Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, 1882.

3) Brooks, The development of the Squid Loligo Pealii. Anniv. Mem. Boston Soc. N. H., 1880.

4) Cuvier, G., Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques, Paris 1817.

5) Distaso, A., Studii sull'embrione di Sepia. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXVI, 1908.

6) Döhring, W., Ueber Bau und Entwickelung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCI, 1908.

7) Faussek, V., Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. Mitt. der zool. Stat. Neapel, Bd. XIV, 1900.
8) Grenacher, Zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss Zool., Bd. XXIV, 1874.
9) Grobben, C., Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. V, 1884.
10) Hancock, A., On certain points in the anatomy and physiol. of the Dibranchiate Cephalopoda. Nat. Hist. Rev. 1861.
11) Hertwig, Cölomtheorie.
12) Haller, B., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. V, 1895.
13) Harless, E., Ueber die Nieren der Sepia oder die sogenannten Venenanhänge. Arch. Naturg., Bd. XIII, 1847.
14) Huxley, Th. H., On the morphology of the Cephalous Mollusca, as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda. Phil. Trans. Roy. Soc., London 1853.
15) Jhering, H. v., a) Zur Morphologie der Niere der sogenannten „Mollusken". Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
b) Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Ibid., Bd. XXXV, 1881.
16) Keferstein, W., Beiträge zur Anatomie des Nautilus pompilius. Nachr. Ges. Wiss., Göttingen 1865.
17) Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden, Zürich 1844.
18) Korschelt, E., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Festschr. Leuckart, Leipzig 1892.
19) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Bd. III, 1. Mollusca, bearbeitet von K. Hescheler.
20) — Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII, 1904.
21) Lankester, Observations on the development of Cephalopoda. Qu. Journ. Micr. Sc., Vol. XV, 1875.
22) Marceau, F., Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques. Arch. Anat. micr., Bd. VII, 1905.
23) Marchand, Studien über Cephalopoden. 1. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXVI.
24) Metschnikoff, E., Entwickelungsgeschichte von Sepiola. [Russisch.]
25) Ousoff, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. f. Naturg., 1874.
26) Owen, R., Memoir on the Pearly Nautilus, London 1832.
27) Schimkewitsch, W., Note sur le développement des Cephalopodes. Zool. Anz., Jahrg. 9, 1886.
28) Teichmann, E., Die frühe Entwickelung der Cephalopoden. Verh. d. Deutsch. zool. Ges., 1903.
29) Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (Sepia offic.). Ann. Sc. N., T. VI, 1888.

30) Vigelius, W. J., Ueber das Exkretionssystem der Cephalopoden. Niederl. Arch. Zool., Vol. V, 1880.
31) Watase, Studies on Cephalopods. 1. Cleavage of the ovum. Journ. Morph. Boston, Vol. IV, 1891.
32) Willey, A., Zoological results based on the material from New-Britain etc. collected during the years 1895—1897.
33) Ziegler, H. E., Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. Deutsch. zool. Ges., 1895.

Zeichenerklärung.

a) Blutgefäßsystem:

H Herz
rh Rechte Herzkammer
lh Linke Herzkammer
ac Aorta cephalica
ap Aorta posterior
vv Vena cephalica
vc Vena cava
vm Vena mesenterica
vg Vena genitalis
vp Vena pallialis
va Vena abdominalis
sp Sinus posterior
sc Sinus cephalicus
sb Sinus branchialis
kh Kiemenherz
ka Kiemenarterie
vk Kiemenvene (Vorkammer)
vh Vena hepatica.

b) Cölomsystem:

G Gonade
P Perikard
N Niere
rp Renoperikardialgang
pd Perikardialdrüsen.

c) Allgemeine Anatomie:

mf Mantelfalte
mh Mantelhöhle
sd Schalendrüse
k Kieme
au Augenstiel
do Dotterorgan
vd Vorderdarm
ma Magen
lb Lebergänge
ed Enddarm
an Anus Analhöcker
tb Tintenbeutel
tr Trichter
vg Visceralganglion.

Erklärung zu Tafel 21.

Die Umrisse der Modellfiguren sind direkt nach den betreffenden Schnitten der Rekonstruktionsserie gezeichnet. Vergrößerung 148. Die Schattierung wurde nach den Modellplatten bei schräger Beleuchtung ausgeführt. Jede Platte ist von oben (links), von unten (rechts) gesehen. Zur Orientierung betrachte man hauptsächlich die Figuren links, um die Organe dann auf die Unterseite der Platte zu verfolgen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3523

Ueber die Bildung der Oolithe und Rogensteine.

Von

G. Linck in Jena.

Hierzu Tafel 24 und 25.

Vor etwa Jahresfrist ist in der Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft eine Arbeit von Ernst Kalkowsky [1]) über Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein erschienen. In dieser Arbeit sucht Kalkowsky zu zeigen, daß die Rogensteine des Buntsandsteins organogener, und zwar pflanzlicher Abstammung seien. Zwar hat sich Kalkowsky in seiner Schrift in keiner Weise mit meinen experimentellen Untersuchungen über das gleiche Thema [2]) befaßt, obwohl seine Abhandlung eine diametral entgegengesetzte Auffassung der einschlägigen Verhältnisse darstellt. Es ist mir daher wohl nicht zu verargen, daß gerade ich als ein Vertreter entgegengesetzter Anschauung meine Auffassung über Kalkowskys Hypothesen darlege.

Ich will den von Kalkowsky beobachteten Tatsachen in bezug auf die Rogensteine nichts hinzufügen, denn er sagt selbst, daß mit der Häufung des zur Beobachtung gelangenden Materials auch die Erscheinungen sich vervielfachen, daß man aber diese Vielheit von Erscheinungen unter einheitlichen Gesichtspunkten vereinigen könne. Auch will ich nun gleich sagen, daß ich an Kalkowskys Arbeit nichts auszusetzen hätte, wenn man seine biologischen Ausdrücke durch mineralogische, das Wort „organisch“ im wesentlichen durch „anorganisch“ ersetzen würde. Kalkowsky selbst sagt p. 72: „Nirgends aber ist etwas zu beobachten, was man der organischen Struktur des Kalkspates in anderen zoogenen oder phytogenen Kalksteinen gleichsetzen könnte“; oder an anderer Stelle, p. 123: „Da die Ooide niemals irgendwelche Aehnlichkeiten der Struktur mit der der Gerüste irgendwelcher Klasse der Tierwelt aufweisen,

---

1) Zeitschr. d. D. Geol. Gesellsch., 1908, p. 68—125.

2) Linck, G., Die Bildung der Oolithe und Rogensteine. N. Jahrb. f. Min., Geol. etc., 1903 B.B.

so können sie nur durch die Lebenstätigkeit pflanzlicher Organismen entstanden sein.“ So aber ist alles, was er über die organischen Bildner der Rogensteine sagt, rein hypothetischer Natur. Ihren stärksten Ausdruck erlangt diese Hypothese auf p. 76 und 104 in der Berechnung der Größe jener organischen Bildner, von denen er sagt (p. 123): „Ich vermag nicht anzugeben, wie beschaffen die pflanzlichen Bildner des Stromatoides gewesen sind, ebensowenig wie ich die Bildner der Ooide im Pflanzenreich unterzubringen weiß“.

Kalkowsky schließt also nur aus den Eigentümlichkeiten der Struktur der Rogensteine auf ihre organische Bildungsweise, ebenso wie man dies seinerzeit beim Eozoon und bei den Chondren der Meteoriten getan hat. Aber ich brauche hier nur daran zu erinnern, wie man neuerdings Schaumstrukturen und Kristallskelette oder auch die fließenden Kristalle mit den Erscheinungen der belebten Natur verglichen hat, dann wird man wohl vorsichtig werden und solche Spekulationen nicht sofort für bare Münze nehmen. Sie sind zwar nicht ganz aussichtslos, aber wenn man anorganische Wege der Bildung kennt und organische nicht, so muß man mindestens in der Aufnahme solcher Spekulationen sehr vorsichtig sein [1]).

In unserem Falle liegt es nun so, daß wir durch das Experiment — die einzige Quelle der Wahrheit — unsere Auffassung und Anschauung verbessern und verifizieren können. Wir sind also nicht nur auf die Beobachtung an den fossilen Rogensteinen angewiesen, sondern wir haben auch rezente Bildungen und Bildungen, die wir im Laboratorium jederzeit reproduzieren können. Dadurch können wir das Tatsachenmaterial nach Breite und Tiefe vermehren. Die Dinge, um die es sich da handelt, sind ihrem ganzen Charakter nach mit den Rogensteinen zu analogisieren. Wir sehen dabei ab von den Oolithgesteinen aus Muschelkalk, Jura und paläozoischen Formationen, denn sie werden nach der Tiefe hin im wesentlichen nichts Neues lehren, das zeigt sich auch schon darin, daß Friedr. Gaub [2]) zu einer ganz anderen Auffassung

---

1) Man vergleiche hierzu auch die wunderbaren, feinen strukturellen Eigentümlichkeiten anorganischer Kalkabscheidungen bei Bütschli in den Abhandl. d. Kgl. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, N. F. Bd. VI, 1908, Taf. I—III.

2) Gaub, F., Ueber oolithbildende Ophthalmidien im Dogger der schwäbischen Alb. Zentralbl. f. Mineralogie, Geologie etc., 1908, p. 584—589. — Die jurassischen Oolithe der schwäbischen Alb. N. Jahrb. f. Min., Geol. etc., Bd. II, 1908, p. 87—96.

gelangt als KALKOWSKY. Anders ist es mit den rezenten Oolithen, mit den Karlsbader Sprudel- und Erbsensteinen, deren Entstehung sich vor unseren Augen vollzieht, die also geeignet sind, uns tiefer in das Wesen der fossilen Vorkommnisse hineinzuführen. Wir werden im nachfolgenden sehen, daß man an einem reichen Material von Karlsbader Sprudel- und Erbsensteinen, wie es die hiesige Sammlung durch die Intelligenz und den Fleiß eines GOETHE besitzt, leicht die meisten Tatsachen, welche KALKOWSKY an den Rogensteinen beobachtet hat, wiederfinden kann. Aber es gibt noch andere Dinge, die diese Beobachtungen noch ergänzen, und das sind die Experimente zur Herstellung von Oolith-ähnlichen sphärolithischen Gebilden, welche man vielfach variieren kann. Immer wieder sagt KALKOWSKY von seinen Tatsachen, daß man sie weder im Laboratorium noch sonst an anorganogenen Bildungen beobachten könne, und es gilt nun zu zeigen, daß das ein Irrtum ist.

Betrachten wir zunächst die Karlsbader Bildungen, dann finden wir darunter solche, in denen die Ooide[1]) ohne Grundmasse angehäuft sind, andere, in denen die Grundmasse kalkig ist, und wieder andere, in welchen die Grundmasse im wesentlichen aus klastischem Material besteht. Bald ist die Grundmasse reichlich, bald spärlich. Nicht alle Ooide sind kugelrund, sondern je nach dem Kerne ellipsoidisch, walzenförmig oder auch unregelmäßig gestaltet, und bei gar vielen ist eine brombeerartige Oberfläche zu beobachten. Bald sind die Ooide eines Gesteins alle gleich groß, bald finden wir neben solchen, die 2 und 3 mm messen, solche bis zu 10 mm Größe, und auch winzige Kügelchen, die nur $^1/_{10}$ bis $^1/_4$ mm groß sind, bunt durcheinander gemengt. Ist kein Bindemittel da, dann endigen die Ooide wohl in die Hohlräume hinein mit Kristallspitzen oder aber sie scheinen in der Grundmasse weitergewachsen derart, daß dort, wo die Kugeln sich berühren, neuer Sinter nicht angelegt ist, während die Kugeln sonst von einer ziemlich dicken, $^1/_5$ bis $^1/_6$ des Durchmessers betragenden Rinde umgeben sind (Fig. 1). Schlägt man ein solches Stück auseinander, dann erscheinen die Ooide dadurch, daß sie sich gegenseitig begrenzen, polyedrisch gestaltet und ihre Oberfläche ist dort, wo sie sich nicht berührt haben, rauh und höckerig. Bei dieser Gelegenheit kommt es oft so weit, daß man auf dem Schliff dem Flächeninhalte nach auf den ersten Blick weniger Kugeln sieht als Bindemittel, bei genauerer Betrachtung aber zeigt es sich,

1) Ich nehme KALKOWSKYS Ausdruck „Ooid" an.

daß die ganze Schliffoberfläche zerfällt in einzelne polyedrische Körner, deren Mitte einem Normalooid entspricht, während rundum eine poröse mit dem Ooid gleichorientierte Masse angewachsen ist, die ebenfalls wieder zonar gebaut an Masse das ursprüngliche Ooid weit überragt (Fig. 2). Manche Ooide sind hohl, andere haben eine klappersteinartige Beschaffenheit. Die einzelnen Zonen der Ooide sind oft verschieden gefärbt, nicht immer gleich dick, oft verschieden in der Porosität; die Zonen manchmal konzentrisch, hin und wieder entsprechend der Brombeerstruktur der Oberfläche eingebuchtet, manchmal auch an verschiedenen Stellen von verschiedener Dicke. Oefters findet man halbe Ooide, die aufs neue überkrustet sind. Hin und wieder sieht man auch die von KALKOWSKY als Speichenstruktur bezeichnete Erscheinung oder Dinge, die mit seiner Spindelstruktur vergleichbar sind, und zwar treten diese Erscheinungen bald wesentlich nur in der Färbung zutage (Fig. 3), und dann sind in diesen anders gefärbten Zonen die zonaren Linien nach einwärts gekrümmt, wie man es auch vielfach bei den Rogensteinen beobachten kann, oder auch man erkennt die Speichen und Spindel als Teile von kompakterer Beschaffenheit und porzellanartigem Aussehen in einer lockereren Masse, wie die Figur 4 zeigt.

Auch die Ooidbeutel KALKOWSKYS finden sich gar nicht selten. Es sind Agglutinate von kleinen Ooiden, die von einer Sinterhülle umgeben sind. Bald sind es wenige Ooide und bald eine ungeheure Anzahl, die hier eine gleiche Größe besitzen und dort von verschiedenen Dimensionen sind, umgeben von einer dünnen Schale von Sinter (Fig. 5 und 6).

Dem Stromatolithe KALKOWSKYS vergleichbar sind die Karlsbader Sinterbildungen, welche bei einem einigermaßen reichen Material überraschen durch ihre eigentümlichen Oberflächen- und Strukturformen. Am Aeußeren buckelig und uneben, verzweigt und kompakt, im Innern fächerartige und gebogene Anordnung der Kristallbündel, nach unten oft mit wurzelartigen Gebilden versehen, lagenweise von verschiedener Färbung und Dichte. In die Vertiefung der mannigfaltig gestalteten Oberfläche sind Ooide und Detritus hineingefallen (Fig. 7). Diese sind auch wohl dann von Sinter umschlossen und wachsen gleichsam im Sinter weiter (Fig. 8). Bald sind die Sinterlagen eine Zeitlang sehr dicht gewachsen, so daß eine polierte Fläche porzellanartiges Aussehen bekommt, bald sind sie mehr porös, und es tritt die blumenblättrige Wachstumsform der Kristallskelette, zwischen denen überall kleine Hohlräume

erscheinen, so stark hervor, daß eine Politur überhaupt nicht zu erreichen ist (Fig. 9). Kompakte und poröse Lagen wechseln bald häufiger, bald weniger häufig miteinander ab (Fig. 10). Andere Stücke des Sinters haben ein blätteriges, durchaus spongienartiges Aussehen der Oberfläche, sie sind im Innern aber ebenfalls lagenförmig und im wesentlichen radialfaserig struiert (Fig. 11). Bei wieder anderen Stücken beobachtet man eine Oberfläche, die an Gekröse oder an ein Gehirn erinnert (Fig. 12).

An der Grenze von Ooidlagen gegen Sinter beobachtet man auch die von KALKOWSKY erwähnten Halbooide (Fig. 13). Alles das und noch vieles andere würde man zweifellos an einem noch reicheren Material von Karlsbader Sprudelstein beobachten können, und soviel mir bekannt ist, hat noch niemand gesagt, der Karlsbader Sprudelstein sei eine organogene oder im besonderen eine phytogene Bildung. Vielmehr ist man wohl allgemein der Ansicht, daß er rein anorganischer Natur ist.

Ich werde nun auch einige Beobachtungen mitteilen, die an künstlichen Sphärolithen gemacht sind, welche man vom kohlensauren Kalk so leicht herstellen kann — darauf werde ich bei einer anderen Gelegenheit noch zurückkommen. Auch hier sehen wir außerordentlich verschiedenartige Verhältnisse, aber freilich muß man Hunderte und Hunderte von Präparaten gemacht und gesehen haben, um einigermaßen zu einem Ueberblick zu gelangen. Da sind große und kleine Sphärolithe durcheinander, die sich in ihrem Durchmesser um das 8- bis 10-fache unterscheiden. Die sogenannten Zwillinge und Polyooide KALKOWSKYS sind ganz gewöhnliche Erscheinungen; sogar eine gewisse Art Ooidbeutel kommen vor, es sind das größere Sphärolithe, in denen mehrere kleine eingeschlossen sind. Alle diese Sphärolithe zerspringen gar leicht schon bei schwachem Druck in radialer Richtung. Auch konzentrischschalige Sphärolithe habe ich beobachtet, wenn auch der Schalen nur wenige — höchstens 2 oder 3 — vorhanden sind und die ganze Erscheinung eine relativ seltene ist.

Bei den Sphärolithen, welche das aus dem Schmelzfluß erstarrende Cholesterinpropionat liefert, sieht man deutlich, daß die Fasern durchaus nicht immer streng radial geordnet sind, sondern daß häufig einzelne Stellen des Kornes bevorzugte Kristallisationspunkte darstellen, von denen dann die Strahlen fächerartig und subradial ausgehen. Die einzelnen subradialen Strahlenbündel beengen sich gegenseitig und führen zu Erscheinungen, die manchen Bildern in den Rogensteinen durchaus vergleichbar sind.

Analoges habe ich auch an einer durchschnittenen Phosphoritkugel aus Podolien beobachtet, an welcher eine gewisse Aehnlichkeit mit der Speichenstruktur Kalkowskys in Erscheinung tritt. In gleicher Weise zeigen es auch Sphärolithe aus gewissen Pechsteinen, die in ihrer inneren Struktur und ihrer brombeerartigen Oberfläche mit manchen Kalkgebilden einige Aehnlichkeit besitzen.

Vergegenwärtigen wir uns nun noch einmal die ganzen Verhältnisse, so haben wir in erster Linie zu bedenken, daß die Ooide der Rogensteine fossil sind, und daß sie uns daher vermutlich, wie auch Kalkowsky an verschiedenen Stellen zugibt, nicht mehr in dem Kristallisationszustand vorliegen, in welchem sie ursprünglich gebildet worden sind. Kalkowsky sagt p. 72: „Die Ooide aller Rogensteine des norddeutschen Buntsandsteins haben eine eigene primäre Struktur, die am besten erhalten zu sein pflegt, wenn die Ooide durch ein reines Kalkzement zu einem festen Gestein primär verbunden sind." Dies kann doch wohl nur heißen: die beobachtete Struktur ist der primären ähnlich. Man hat es sozusagen mit Pseudomorphosen zu tun, denn Kalkowsky selbst spricht p. 72 von einer teilweisen Umkristallisierung ohne Aenderung der Struktur, p. 80 von einer stärkeren Umkristallisierung der Ooidbrut, p. 86 und 88 vom Entstehen der Hemiooide durch Spannungen infolge Umkristallisation, p. 93 von der sekundären Dispulsionsstruktur, p. 93 und 94 von der Entstehung des Zementkalkspates aus Ooiden. Auch gerade der Vorgang, wie ihn Kalkowsky bei der Impressionsstruktur p. 94 beschreibt, weist auf eine Modifikationsänderung des Kalziumkarbonates hin. Denn warum und wie soll sich Kalzit an einem Ooid auflösen und gleich daneben als Kalzit wieder zur Abscheidung gelangen. Das setzt entweder Temperatur- und Druckschwankungen voraus, oder aber, und dies ist das Wahrscheinlichere, das ursprüngliche Vorhandensein einer metastabilen Form des Karbonates in den Ooiden. Hierher gehört auch die Beobachtung der Ausfüllung der Hohlräume durch sekundären Kalzit (Kalkowsky, p. 105). Demnach ist a priori nicht ohne weiteres zu erkennen, was von den beobachteten Tatsachen primär und was sekundär ist. Sowohl die Kegel- als die Speichenstruktur machen mir persönlich den Eindruck, als ob sie zwar durch primäre Dinge bedingt, aber durch sekundäre Umwandlungsvorgänge besonders deutlich in Erscheinung getreten wären. In den Spindeln herrscht ja nach Kalkowsky (p. 77) „eine wirre Lagerung der Kalkspatkörnchen". Es könnten diese Stellen

daher auch weiter nichts sein als Durchschnitte von nicht genau radiär gestellten Fasern senkrecht zu ihrer Längsrichtung. Das ist zunächst natürlich eine ganz persönliche Auffassung, aber immerhin habe ich doch gezeigt, daß Analoga sowohl bei den Karlsbader Erbsensteinen als bei dem Phosphorit wie auch bei eruptiven Sphärolithen vorkommen. Die Aeußerung KALKOWSKYS auf p. 80: „Es ist durchaus nicht abzusehen, wie sich ohne Zuhilfenahme von Lebensäußerungen organischer Wesen der Aufbau solcher Ooide aus Kegeln durch rein anorganische Vorgänge, etwa durch konkretionäre Bildungen in bewegtem Meerwasser, wie man vielfach gesagt hat, sollte erklären lassen. Wo sehen wir denn im Laboratorium oder in der Natur etwas ähnliches?", diese Aeußerung wird vollständig widerlegt dadurch, daß ich gezeigt habe, daß man die Kegelstruktur auch in den Karlsbader Erbsen findet[1]). Man könnte sich aber außerdem auch noch denken, daß bei den so eigentümlichen künstlichen Polyooiden die Zersetzung längs der Grenze der einzelnen Teile beginnt und auch dadurch könnte eine solche Kegelstruktur entstehen. Für eine teilweise Entstehung oder Sichtbarmachung durch Zersetzung spricht auch der Satz KALKOWSKYS p. 82: „Die Kegelstruktur tritt besonders gern dann auf, wenn im Zement zwischen den Ooiden viel allothigene Gemengteile vorhanden sind." Auch die anderen, von KALKOWSKY auf organische Ursachen zurückgeführten Erscheinungen habe ich aus den Karlsbader Sprudelsteinen kennen gelehrt. Es ist keine Seltenheit, daß große und kleine Ooide gemengt sind, daß „Zwerge neben Riesen" vorkommen, und dasselbe beobachtet man an künstlich hergestellten Sphärolithen, wie auch an solchen eruptiver Natur. Es ist das aber auch das Natürliche, denn wenn KALKOWSKY p. 123 sagt: „Aus einer Salzlösung fallen unter gleichen äußeren Verhältnissen nur gleichartige, gleichgroße Kristalle oder Kristallgruppen oder Kristallstöcke aus, nicht aber zugleich Zwerge und Riesen", so ist das geradezu falsch, denn man kann diese Erscheinung wohl hervorbringen, aber es bedarf dazu ganz besonderer Vorsichtsmaßregeln, z. B. konstanter Temperatur und vollkommener Rührung. Die ungleiche Größe der Kristallausscheidungen aus einer Lösung ist hingegen das Gewöhnliche. Von einem „Kampf ums Dasein" (KALKOWSKY, p. 94) ist hier gar keine Rede, sondern

---

1) Vergl. hierzu auch K. KRECH, Beitrag zur Kenntnis der oolithischen Gesteine des Muschelkalkes um Jena. Jahrbuch d. Kgl. Preuß. Geol. Landesanstalt, 1909, u. Inaug.-Diss. Jena, 1909, p. 52.

lediglich von einer lokal vermehrten oder verminderten Stoffzufuhr durch Strömung, längeres Schwebenbleiben etc. Von denselben Umständen hängt aber auch die Zahl der gebildeten Ooide ab. Es können viele oder wenige, große oder kleine sein. Es kann viel oder wenig klastisches Material zugeführt werden. Außerdem können die Oolithe aber auch einem Weitertransport unterliegen. Auf diese Weise ließen sich vielleicht die oolithhaltigen Sandsteine und Mergel erklären. Aber ich will darauf hier nicht näher eingehen, sonst müßte ich mich vorerst mit der Entstehung jener Gesteine beschäftigen (Kalkowsky, p. 100).

Halbe Ooide, die wieder überkrustet sind, finden sich auch in den Karlsbader Erbsensteinen, ebenso wie sich Bruchstücke von Sinter finden, die ihrerseits wieder eine Ueberkrustung erfahren haben (Fig. 14). Somit ist es nichts Wunderbares, daß die Ooide, diese zerbrechlichen Gebilde, an der Oberfläche einer Ooidlage in größerer Anzahl als Halbooide erscheinen und dann vom Sinter (Stromatolith Kalkowskys) überkrustet werden. Ich habe auch gezeigt, daß Ooidzwillinge und Viellinge bei den künstlichen Sphärolithen zu den allergewöhnlichsten Erscheinungen gehören und sie können darum oder müssen wenigstens in den Rogensteinen keine andere Deutung erfahren als bei den künstlichen Gebilden.

Ganz besondere Bedeutung legt Kalkowsky den Ooidbeuteln bei oder, wie er sagt, den Beuteln mit Brut. p. 91 heißt es: „Die Ooidbeutel sind offenbar von hervorragender Bedeutung für die genetischen Verhältnisse der Oolithe“ und weiter: „Organische Wesen müssen es gewesen sein, die die Beutelhüllen in den Rogensteinen bildeten. Sollte selbst jemand sich in seinem Glauben an die anorganische Natur der Ooide nicht gleich irre machen lassen wollen, für die allseitige Umhüllung eines Haufens Ooide durch einen dünnen Beutel wird er keine Erklärung durch anorganische Vorgänge beibringen können.“ Wir haben aber gesehen, daß solche Beutel auch im Karlsbader Sprudelstein vorkommen, und daß Andeutungen davon sogar bei den künstlichen Gebilden vorhanden sind. Es sind weiter nichts als agglutinierte Ooide oder losgerissene Stücke von früher sedimentiertem Erbsenstein, welche in der Flüssigkeit aufs neue zum Schweben gekommen sind und so überkrustet wurden, wie irgendein anderes fremdartiges Stückchen.

Auch das, was Kalkowsky Stromatolith nennt, kann ich nicht als organogen ansprechen, denn genau dieselben Dinge sehen wir als Sinterbildung in dem Karlsbader Sprudel. Die Lagen-

struktur, die Porosität der verschiedenen Lagen, die fächerförmige Anordnung der Kalkfäserchen, die bucklige und höckrige, ja sogar blättrige und schwammartige Oberfläche, das Weiterwachsen der Ooide im Sinter, die wurzelähnlichen Fortsätze des Sinters in die Oolithlagen, das Vorkommen von Ooiden und Detritus in den Hohlräumen des Sinters, alles das kommt im Karlsbader Sprudelstein ohne die tätige Mithilfe von organischen Wesen zu stande. An einen Kampf organischer Wesen um den Raum braucht man nirgends zu denken (KALKOWSKY, p. 113).

Nach dieser Darstellung könnte es nun scheinen, als ob ich behaupten wollte, die Rogensteine des Buntsandsteins seien auf dieselbe Weise entstanden wie der Karlsbader Sprudelstein. Dies kommt mir aber nicht bei, sondern ich denke nur an eine vollkommene Analogie und habe zeigen wollen, daß fast alle die Tatsachen, die KALKOWSKY vorbringt, auch bei den Karlsbader Sprudelsteinen und bei anderen sicher anorganischen Bildungen ebenso zu beobachten sind. Es muß demnach die Beweisführung KALKOWSKYS für die phytogene Natur der Rogensteine als mißlungen bezeichnet werden, denn sie stützt sich nur darauf, daß die beobachteten Dinge bei sicher anorganogenen Bildungen nicht zu beobachten seien, und das habe ich widerlegt — oder sollte am Ende der Karlsbader Sprudelstein auch eine phytogene Bildung sein? Hier läge eine Beweismöglichkeit für KALKOWSKYS Anschauungen. Ganz unmöglich wäre es ja nicht, auch von meinem Standpunkt nicht, daß gewisse Beziehungen zu pflanzlichen Organismen vorhanden wären. Aber sie wären dann ganz anderer Natur als sie sich KALKOWSKY vorstellt. Es können nämlich in so kalkreichen Gewässern — notabene wenn der Kalk als Bikarbonat vorkommt — Pflanzen leben, welche die halbgebundene Kohlensäure des Bikarbonates sich aneignen und dadurch die Abscheidung des kohlensauren Kalkes beschleunigen. Das wäre aber nur eine passive Rolle, während das Tier bei der Kalkabscheidung aktiv beteiligt ist. Bei ihm ist der kohlensaure Kalk ein Stoffwechselprodukt, das erst in dem Blute des Tieres eventuell aus einem anderen Kalksalz, z. B. aus Sulfat, gebildet wird. Ich persönlich glaube zwar nicht einmal an eine solche Tätigkeit der Pflanzen im Karlsbader Sprudel oder bei der Bildung der Rogensteine. Vielmehr bin ich durch meine Beobachtungen und Versuche überzeugt, daß es sich dabei im wesentlichen nur um chemische Vorgänge handelt. Daß das Studium der Vorgänge mit meiner ersten Arbeit und auch mit der vorliegenden in chemischer

oder in geologischer Hinsicht erschöpft sei, habe ich nie gedacht. Darum habe ich auch einige von meinen Schülern über den Gegenstand arbeiten lassen oder lasse noch daran arbeiten [1]). Ich will z. B. nur erinnern an die Frage, ob Ktypeit oder Aragonit oder vielleicht gar noch etwas anderes, auf das einzugehen ich anderwärts Gelegenheit nehmen werde, das primäre Produkt ist; ferner warum und wodurch die Umwandlung oder Umkristallisation hervorgerufen wird, weiter, warum in manchen Fällen die radiale Struktur erhalten bleibt und in anderen nicht, und endlich, wie die klimatischen und anderen Bedingungen sein müssen bei der Bildung von solchen Gesteinen. Aber eben, weil diese Frage noch so mancherlei Rätsel birgt, ist mir jeder Versuch zur Aufklärung dieser Rätsel willkommen und alle die Tatsachen, die Kalkowsky beigetragen hat, stellen eine wertvolle Bereicherung unser Kentnisse dar, auch wenn ich mich seinen hypothetischen Deutungen nicht anschließen kann. So hat aber auch neuerdings Friedrich Gaub [2]) einen schätzenswerten Beitrag geliefert, indem er uns Mitteilung machte über die jurassischen Oolithe der schwäbischen Alb.

Es sind bis jetzt von Gaub zwei vorläufige Mitteilungen erschienen und ich freue mich feststellen zu können, daß er sich bezüglich der anorganogenen Entstehung des kohlensauren Kalkes der Oolithe sowohl als auch in bezug auf die Entstehung der Eisenoolithe meiner Erklärung anschließt. Auch er hebt hervor, daß fremde Gemengteile oft als Kern für die Oolithe dienen. In gewissen jurassischen Oolithen findet er die „in diesen Gesteinen vielfach geradezu gesteinsbildend auftretenden Milioliden“ auch in den Oolithen, und zwar häufig so, daß sie auf den Schalen der Ooide aufsitzen. Infolge dieses Fundes schreibt er: „Es wäre nun zweifellos ganz falsch, die Ophthalmidien nur als mehr oder weniger mechanische Einschlüsse der Kalkoolithe anzusehen, ein willkürliche Deutung, die G. Linck auf alle bisher aus Oolithen bekannt gewordenen Organismen auszudehnen scheint.“ Was ich gesagt habe und auch heute noch voll aufrecht erhalte, ist: Die Oolithe bestehen ursprünglich aus einer vom Kalkspat abweichenden Modifikation des kohlensauren Kalkes (Aragonit), bei dessen Bildung organische Wesen nicht direkt beteiligt sind. Er ist kein Stoffwechselprodukt von Organismen und alle Organismenreste, die man darin findet, haben, abgesehen von der Kernbildung, keine aktive Rolle bei seiner Abscheidung.

1) Vergl. Krech, K., l. c. p. 54—56.
2) l. c.

Wie erklärt nun Gaub die Einschlüsse von Ophthalmidien? „Am Boden einer ausgedehnten und organismenreichen Flachsee umkrusten gewisse Ophthalmidien irgendwelche Fragmente. Insbesondere um diese durch leichten Wellenschlag bewegten Körner schlug sich das $CaCO_3$ nieder. Aber wegen der unablässigen Rollung dieser Körner am Meeresboden blieb der Kalkniederschlag nur in den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Ophthalmidien erhalten. Durch sich immer wiederholende Umkrustung der Körner durch Ophthalmidien und durch fortwährende Kalzitausfüllung der Zwischenräume bildeten sich allmählich größere oder kleinere Oolithe.“ Man beachte hier die Hypothese der Rollung am Meeresgrund auf schlammiger Unterlage. Selbst wenn die schwache Bewegung der Schlammoberfläche zugegeben werden könnte, so ist eine Abrollung undenkbar und außerdem ist ja der Schlamm schon sedimentiert. Auch die Abbildungen Gaubs sprechen keinesfalls für seine Anschauung, denn die Zonen schließen gewöhnlich nicht mit dem äußeren Rande der Ophthalmidien ab. Ich sage nun aber: genau so wie die Ophthalmidien im ophthalmidienreichen Meere Schalenstückchen überkrusten, so benutzen sie auch die wachsenden Oolithe jeweils, wenn ein Hiatus in der Kalkabscheidung der Oolithe eintritt (Zonenbildung) als Anheftungsstelle, und darum sind sie nur passiv in die Oolithe hineingekommen und an der Vergrößerung des Oolithes nur zufällig beteiligt. Mir erscheint meine Anschauung einfacher, einleuchtender und natürlicher.

Wenn ich nun noch mit einem Wort auf die Schlußsätze in der Arbeit Kalkowskys zurückkomme, so möchte ich nur einen davon, der sich auf p. 122 findet, um ein kleines abändern. Ich möchte nämlich sagen: Wer auch nur die Abbildungen durchsieht, die dieser Abhandlung beigegeben sind, muß sich doch wohl sagen, daß die Entstehung solcher Ooide durch rein anorganische Prozesse allerdings möglich ist.

Jena, Mineralogisches und Geologisches Institut, April 1909.

Erklärung der Figuren.

Tafel 24.

Fig. 1. Ooide, die offenbar nach der Sedimentation, dort, wo sie sich nicht berührten, weitergewachsen sind. Vergr. 2.

Fig. 2. Ooide schwammig und zonar nach der Sedimentation weitergewachsen und zu Polyedern umgestaltet. Nat. Gr.

Fig. 3. Speichenstruktur an einem Ooid, deutlich sichtbar an der Färbung. Vergr. 3.

Fig. 4. Speichenstruktur an Ooiden; die weißen Speichen sind porzellanartig kompakt. Vergr. 4.

Fig. 5. „Ooidbeutel". Agglutinat kleiner Ooide in Sinterhülle. Vergr. $3\,^1/_2$.

Fig. 6. Desgleichen. Vergr. 2.

Fig. 7. Sinterbildung mit eingeschlossenen Ooiden und Detritus. Buckelige Oberfläche. Fächerförmige und blumenblätterige Anordnung der Kalkfasern. Verkl. $2\,^1/_2$.

Tafel 25.

Fig. 8. Sinterbildung mit eingeschlossenen Ooiden. Nat. Gr.

Fig. 9. Sinterbildung. Unten dicht porzellanartig, oben porös, ästig oder spongienartig. Verkl. $^1/_2$.

Fig. 10. Sinterbildung. Abwechselnd dichte und poröse Lagen. Vergr. 2.

Fig. 11. Sinterbildung. Spongienartig blätteriger „Stock", von oben gesehen. Nat. Gr.

Fig. 12. Gehirn- oder gekröseartige Oberfläche des Sinters. Verkl. $^2/_3$.

Fig. 13. Halbe Ooide an der Grenze gegen den Sinter. Vergr. 3.

Fig. 14. Sintertrümmer, aufs neue überrindet. Nat. Gr.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf Karlsbader Erbsen- oder Sprudelstein.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT
ZU JENA

FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, ACHTUNDDREISSIGSTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 24 TAFELN UND 77 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 36 MARK.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 15. Dezember 1909.

Die phyletische Stellung der Grosshirnrinde der Insektivoren.

Von

B. Haller.

Hierzu Tafel 26 und 5 Figuren im Text.

Wie ich bereits in meiner Abhandlung über die Phylogenese der Großhirnrinde (4) betont habe, läßt sich die jedesmalige Differenzierungsstufe einer Großhirnrinde nach dem Grade der Entfaltung des Balkensystems beziehentlich dessen dorsalen Schenkels voraussagen. Danach stände dieser Differenzierungsgrad der Insektivoren zwischen jenem der Mikro- und Makrochiropteren, da erstere einen niedrigeren, letztere einen höheren Entfaltungsgrad des dorsalen Balkenschenkels aufweisen als die Insektivoren. Es ist bei ihnen jener Anteil der Corona radiata, welcher sich in der Commissura anterior kreuzt, schon bedeutend geringer als bei den Mikrochiropteren, doch beträchtlicher als bei den Makrochiropteren (3, 5, 6).

Wie ich dann nachgewiesen habe, tritt mit der höheren Differenzierung im Balken eine höhere im Pallium insofern ein, als auch das Cingularsystem, das bei den Mikrochiropteren noch einschichtig war, in ein oberes und ein unteres System sich spaltet, wobei jenes nur rein dorsopallialer, dieses aber ausschließlich ammonaler Herkunft ist. Im Pallium selbst grenzt sich bei Erinaceus ein Stirnpol schon äußerlich ab, und während dann hauptsächlich dessen Kreuzungsfasern den oberen Schenkel des Balkens bilden, geraten jene aus dem hinteren dorsalen Mantelteil in der Commissura anterior zur Kreuzung. „Es sammeln sich die Fasern aus dem ganzen Pallium zur Corona radiata, wobei sie dem occipito-temporalen Mantelteil zu mit den Fasern des Funiculus thalamo-prosencephalicus vermischt sind. Es bildet dann der Bogen, den die Corona lateralwärts darstellt, eine knieförmige Beuge. Es ist dies nämlich der Markstein,

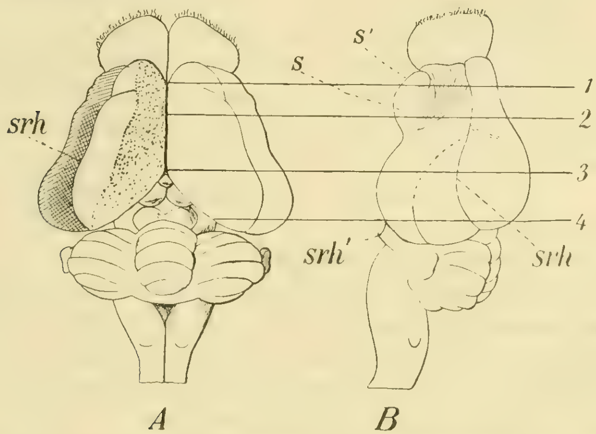
bis wohin die Coronalfasern aus dem occipito-temporalen Mantelteil reichen und an dem die Coronalfaserung des Stirnpols oder Stirnlappens endet. Die Stabkranzfasern nur, welche sich hinter dieser Linie (der Grenzmarke zwischen Stirnpol und hinterem Pallium) sammeln, kommen alle in der Commissura anterior zur Kreuzung, die im Stirnpol aber gehören, mit Ausnahme der ventralsten, der oberen Lamelle des Balkens an. Damit ist aber ein wichtiger Punkt für die Großhirnentfaltung gegeben" (3, p. 147). Und hieran möchte ich in vorliegender Arbeit anknüpfen.

Um noch einmal kurz die bereits gut bekannten Verhältnisse an der Manteloberfläche ins Gedächtnis wachzurufen, möchte ich in Uebereinstimmung mit FLATAU und JACOBSOHN erwähnen, daß der sonst ganz lissencephale Großhirnmantel von Erinaceus (Textfig. 1) nur die Fissura rhinalis lateralis aufweist *(srh)*, die, sehr hoch oben gelegen —, viel höher als bei Chiropteren und auch höher wie bei Talpa, so hoch wie bei Crocidura und Mikrogale nach LECHE (7), doch nicht so hoch wie bei Centetes nach demselben Autor — von vorn hinter dem Bulbus olfactorius beginnend, bis zum hintersten Rande des Mantels reicht und so diesen in eine innere obere und eine untere seitliche Hälfte teilt. Von der oberen Mantelhälfte wird dann vorn durch die bekannte, nicht ganz bis zur Sagittalspalte reichende Querfurche der Stirnpol abgegrenzt. Es ist hier somit der Gyrus pyriformis (schraffiert) ungemein umfangreich.

Bezüglich der Architektonik der Großhirnrinde konnte ich bei den Mikrochiropteren feststellen, „daß die Aufnahme der dorsalen Mantelfasern in die vorherige Ammonalcommissur oder die beginnende Balkenbildung mit der beginnenden Differenzierung in der Rinde des Stirnpols beginnt". „Der ganze dorsale Mantel mit alleiniger Ausnahme des medianen Teiles vom Occipitallappen zeigt das Gemeinsame, daß die Ganglienzellen unter der Plexiformschicht eine sehr dichte äußere Lage bilden, welche den ganzen Mantel umsäumt und dann vom Gyrus pyriformis in dessen dichte äußere Zellschicht übergeht. Unter ihr liegt dann die viel breitere innere Zelllage. Diese Struktur, nach der die Rinde aus drei Zellschichten besteht, nämlich außer den Plexiformen aus der schmalen verdichteten und der dicken, weniger dichten Zellschicht, worauf die weiße Substanz oder die Corona radiata folgt, ist für die Säugetiere als Urarchitektonik zu bezeichnen." Dieser unter anderen bei den Mikrochiropteren sich findende Zustand ist bei den Insektivoren etwas überwunden, obgleich auch

bei ihnen die Abgrenzung im Stirngebiet, in ein inneres und äußeres Längsfeld des dorsalen Mantelteiles noch beibehalten ward.

Ein Querschnitt durch den Stirnpol (Fig. 1) zeigt die Abgrenzung des Mantels in eine dorsale und eine ventrale Hälfte durch den Sulcus rhinalis lateralis *(srh)*, wobei medianwärts die Grenze mit jener zwischen dem primären Gyrus fornicatus *(gf)* und dem Ganglion areae olfactoriae oder dem Tuberculum olfactorium *(g.as)* gegeben ist.



Textfig. 1. E r i n a c e u s e u r o p a e u s. A Gehirn von oben, B von der linken Seite. *srh* Fissura rhinalis lateralis, *1—4* die Schnittrichtungen auf den 4 Figuren auf Taf. 26, das obere Feld der Pyriformrinde doppelt schraffiert, das untere einfach.

Es zerfällt dann der dorsale Mantel nach der Beschaffenheit seiner Rinde in zwei äußerlich nicht begrenzte Teile: den primären Gyrus fornicatus *(gf)* und ein dorsales Gebiet. Aber schon in letzterem zeigt sich eine weitere, eben erst beginnende Entfaltung, wodurch seine mediale Hälfte von der lateralen jetzt schon sich etwas abhebt. Die Grenze beider würde durch eine muldenförmige Einbuchtung der ersten Zellschicht gegeben sein *(d)*. Diese Differenzierung wird dann hinter dem Stirnpol eine schärfere, wodurch die ganze Dorsalrinde (Fig. 1—4) in einen primären G y r u s f o r n i c a t u s, ein i n n e r e s *(ilf)* und ein ä u ß e r e s L ä n g s f e l d *(alf)* geteilt wird. Doch ist die Grenze zwischen ihnen nirgends äußerlich gegeben, sondern wie im Frontalpol besteht sie nur innerlich.

Die auf die Plexiformschicht folgende e r s t e Z e l l s c h i c h t (Fig. 1 *2a*) ist um die ganze dorsale Rinde gleichmäßig, gleichwie

bei niederen Formen, unter anderen bei den Mikrochiropteren, und zeichnet sich den übrigen Zelllagen gegenüber nicht nur durch die dichte Aneinanderlagerung der Zellen, sondern auch durch die intensivere Färbung der Zellen aus, gleichwie auch bei höheren Formen an vielen Stellen der Großhirnrinde.

So geht diese Zelllage, nachdem sie den Sulcus rhinalis passiert, in dichtere gleiche Lagen der Pyriformisrinde *(g'')* über und so hört sie ventralwärts mit dem Gyrus fornicatus *(gf)* auf, überall den gleichen Bau zeigend, und ich möchte gleich hinzufügen, so verhält sie sich in der gesamten Dorsalrinde. Dadurch zeigt diese in ihrem Verhalten den ursprünglichen Zustand, wie wir ihn bei den Mikrochiropteren kennen gelernt haben. Die höhere Differenzierung in ihr ist somit ein weiterer, jüngerer phyletischer Zustand, der erst bei den Nagern, soviel wir heute wissen, höher entfaltet, und erst mit der weit höheren Entfaltung bei den Carnivoren vollständiger wird.

Die erste Zellschicht (Textfig. 2 *2a*) besteht aus kleinen Zellen, wobei die kleinsten auch bei den Insektivoren die äußersten sind, im allgemeinen wenigstens. Sie sind alle zumeist Pyramidenzellen, doch finden sich auch sternförmige unter ihnen und rücken aus dieser Zelllage einzelne Zellen in die Plexiformschicht hinein, doch gibt es dort auch horizontal orientierte.

Einzelne Zellen dieser Zellschicht färben sich mit Methylenblau wohl intensiver als die anderen, allein dieses Verhalten ist nicht an die Zellform geknüpft und ist kein solches, daß es besonders auffallen würde. Ganz blaß färbt sich indessen keine Zelle in der Zellschicht. Die Zellkerne sind, wie in allen Zellen der Großhirnrinde niederer Säugerformen — worauf ich schon früher hingewiesen habe — auffallend groß, der Zellleib aber im Verhältnis schon zu den Carnivoren klein. Wie überall, so läßt sich selbst der Kern der kleinsten Ganglienzellen von solchen der Neurogliazellen dadurch unterscheiden, daß denen gegenüber stets ein großes Kernkörperchen sich in ihnen befindet.

Nie sind die Zellen dieser Zelllage in senkrechte oder vertikale Reihen angeordnet, sondern liegen ohne jede Ordnung durcheinander, die eine Form vermischt mit der anderen.

Können wir somit bezüglich dieser Zellschicht keinen Unterschied in den einzelnen Rindenteilen des dorsalen Mantels feststellen, so stellt sich dieser im Gegensatz zu den Mikrochiropteren in der Architektonik der auf sie folgenden Zelllage auch im Stirnpol ein.

Die zweite Zelllage *(2 b)* besteht zumeist aus größeren — ganz große, sogen. Riesenzellen der höheren Formen, von den Carnivoren an, fehlen bei den Insektivoren noch, wie sie in jener Mächtigkeit auch noch bei Nagern nicht auftreten — Pyramidenzellen. Allein es kommen unter ihnen auch kleinere Zellen und kleinere und größere Sternzellen vor. Sie färben sich alle nur blaß mit Methylenblau, und Färbungstöne habe ich eigentlich nie wahrgenommen [1]).

Die Anordnung der Zellen in der zweiten Zellschicht ist an der gesamten medianen Kante, an der Fissura mediana, am dorsalen Pallium höchst bezeichnend, wie es schon bei den Chiropteren ist. Die Zellen ordnen sich dort nämlich in senkrechte Längsreihen an (Fig. 1—3) und eine Störung dieser Anordnung findet sich nur im occipitalen Pallium (Fig. 4), indessen zum Schlusse sie sich wieder einstellt.

Ueberall im ganzen dorsalen Pallium bestehen diese Reihen (Textfig. 2 A *2 b'*) aus mehr oder weniger ausgesprochenen Pyramidenzellen, wobei kleinere Zellen oder Sternzellen nur ausnahmsweise in den Reihen liegen. Es schließen sich dann diese Zellen mehr oder weniger an die erste Zelllage *(2 a)* an. Diese Anordnung beschränkt sich im Stirnpol und etwas auch dahinter mehr oder weniger nur auf die Kante (Fig. 1, 2), in der ganzen Balkengegend sowie etwas dahinter noch (Fig. 3) erstreckt sie sich aber auch auf das ganze innere Längsfeld *(ilf)*, wodurch diese damit schon dem primären Gyrus fornicatus sowie dem äußeren Längs-

---

1) Ich möchte hier gleich, um Störungen bei der weiteren Beschreibung zu vermeiden, erwähnen, daß GANSER (2) bei Talpa die den Stirnpol nach hinten begrenzende Querfurche nicht erwähnt, obgleich diese gleichwie bei Erinaceus auch dort sich vorfindet. Bezüglich der Rindenschichten berichtet er nur nebenbei. Er unterscheidet mit der Plexiformschicht im ganzen 5 Rindenschichten. Seine zweite Schicht, die der „mittleren Pyramiden", entspricht unserer ersten Zellschicht. Unsere zweite Zellschicht zerlegt er in jene der großen und der kleinen Pyramiden, worauf unsere dritte Zellschicht folgt, GANSERS Schicht der spindelförmigen Zellen. Die parallel zur Hirnoberfläche gerichtete Stellung dieser stellt er fest, sonst aber berichtet er von unserer dritten Schicht bloß, daß sie sehr dünn sei.

Da GANSER über diese Zustände keine Abbildung gibt, so ist es schon wegen den allgemein gehaltenen Angaben schwer festzustellen, worauf seine Trennung unserer zweiten Zellschicht beruht, dies besteht ja in den beiden Längsfeldern und auch sonst noch tatsächlich.

feld gegenüber begrenzt erscheint. Allein da der Uebergang an beiden Seiten ein allmählicher ist bezüglich dieser Anordnung, so sind die Grenzen nicht scharf.

Dazu kommt nun noch, daß die untere Lage der zweiten Zellschicht sich von der oberen architektonisch differenziert — ein Fortschritt den Mikrochiropteren gegenüber — allein im inneren Längsfelde auch in dieser Lage die senkrechte reihenweise Anordnung sich mehr oder weniger gut erhält (Textfig. 2 A *2b''*), demgegenüber in dem äußeren Längsfelde (B *2b''*) die reihenweise Anordnung an der Grenze sich zwar noch zeigt, allein weiter seitwärts völlig aufgehoben wird (Fig. 1, 2, 3 *alf*). Durch diese aufgeführten Zustände findet aber eine Abgrenzung des inneren Längsfeldes dem äußeren gegenüber statt.

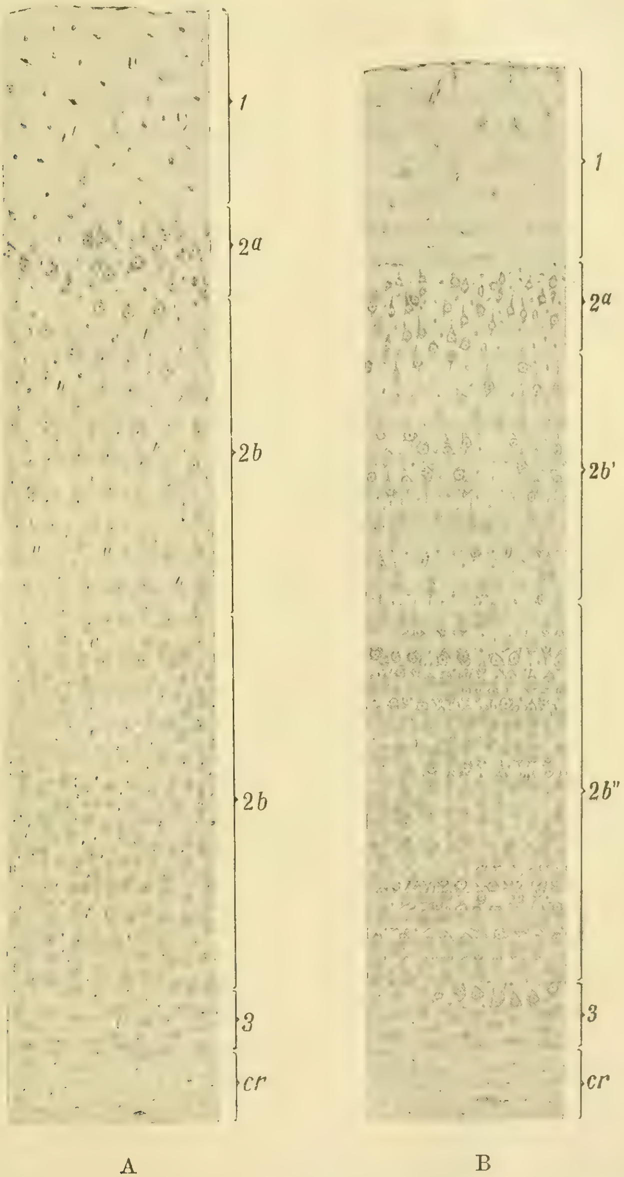
Anders im primären Gyrus fornicatus. Hier setzt sich die untere Lage der zweiten Zellschicht als solche in den Gyrus vorn nur wenig (Fig. 1, 2), im Fornicalgebiet aber vollständig fort (Fig. 3).

Die zweite Lage der zweiten Zellschicht zeigt die Zellen dichter angeordnet (Textfig. 2) und sind da nicht nur Pyramidenzellen von verschiedener Größe, sondern auch größere und sehr kleine Sternzellen vorhanden. Auf diese Zelllage folgt die d r i t t e Z e l l - s c h i c h t. Wie schon Ganser bei dem Maulwurf wußte, sind die mehr oder weniger spindelförmigen Zellen dieser Schicht in horizontale, zueinander parallele Schichten angeordnet (Textfig. 2, *3*), allein diese Anordnung findet sich im Stirnpol nicht. Hier ist im inneren Längsfeld die dritte Zellschicht sehr ansehnlich dick (Fig. 1, *3*) und ihre Zellen liegen ohne Ordnung durcheinander, wobei auch viele Sternzellen sich dort vorfinden.

Und noch ein Moment ist es, worauf ich bezüglich der Stirnpoles hinweisen möchte. Zwischen dieser Zellschicht und der unteren Zelllage der zweiten Zellschicht findet sich noch eine etwas zellenärmere Lage (Fig. 1), wodurch der Stirnpol sich vom übrigen Mantel wohl unterscheidet. Es wird schwer zu sagen sein, aus welcher Schicht sich diese Lage herausbildete. Es fehlt dann diese Lage im äußeren Längsfelde des Stirnpols, dort bildet vielmehr die dritte Schicht eine einheitliche Lage, die direkt an die gleichfalls einheitliche Zelllage der zweiten Zellschicht .angrenzt. Und damit möchte ich auf diese Zellschicht wieder zurückkommen.

Im äußeren Längsfelde, und dies gilt bezüglich der zweiten Zellschicht im allgemeinen, sind in der zumeist, doch durchaus nicht ausschließlich aus Pyramidenzellen gebildeten, im Stirnpol ungemein

dichten Zellschicht diese Zellen nicht in Reihen angeordnet, sondern ohne jede wahrnehmbare Anordnung. Vielfach finden sich



Textfig. 2. Erinaceus. Stücke aus Querschnitten der dorsalen Mantelrinde von Querschnitt Fig. 2. A aus dem inneren, B aus dem äußeren Längsfeld. *1* Plexiformschicht, *2a* erste Zellschicht, *2b'* obere, *2b''* untere Lage der zweiten Zellschicht, *3* dritte Zellschicht, *cr* Corona radiata.

inselförmige zellenarme Stellen in der Schicht vor (Textfig. 2 B *2b'*). Im Stirnpol kommt es nicht zu einer Entfaltung einer unteren Lage, dies zeigt sich vielmehr erst weiter hinten *(2b'')*, wobei aber auch dort inmitten des Feldes diese Lage in die obere aufgeht (Fig. 2, 3).

Nur im Balkengebiet und ein klein wenig dahinter (Fig. 3) zeigt sich nach der äußeren Grenze, also der Rhinalfurche zu, diese innere Lage der zweiten Schicht wieder verdichtet und geht dann in dieser Weise in die Rinnenrinde über.

Die dritte Zellschicht ist im Stirnpol auch in dem Außenfelde nicht in Reihen angeordnet, doch ansehnlich und geht ohne Unterbrechung in jene der Rinnenrinde über.

Anders verhält sich die dritte Zellschicht im hinter dem Stirnpol gelegenen Dorsalmantel, und das hier zu Sagende gilt für dies ganze Gebiet. Hier sind die Zellen der dritten Lage parallel übereinander gelegen geschichtet. Etwas abnehmend an Dicke, biegt die Schicht in den primären Gyrus fornicatus und ähnlich erreicht sie das äußere Längsfeld, von dort in die gleiche Lage der Rhinalrinde sich fortsetzend.

Fassen wir nun das zusammen, was über das dorsale Pallium hier ermittelt wurde, so ergibt sich für Erinaceus folgendes. Für die Mikrochiropteren gelang mir bereits der Nachweis dafür, daß „die beginnende Balkenbildung mit der beginnenden Differenzierung in der Rinde des Stirnpoles begann". Allein darüber hinaus ging es bei jenen Formen noch nicht, denn eine architektonische Differenzierung der Rinde zeigt sich bloß in der Veränderung in der zweiten Zellschicht des Stirnpoles und inneren Feldgebietes, der gegenüber das äußere Feldgebiet auf einer ursprünglicheren Stufe verharrt. Trotzdem also der Stirnpol der Mikrochiropteren auch äußerlich sich abzugrenzen beginnt, gelangt er bei ihnen zu keiner höheren Entfaltung, die b e i d e n I n s e k t i v o r e n a b e r e i n s e t z t. Dabei zeigt es sich auch bei dem Igel, daß das innere Längsfeld in der Differenzierung im Stirnpol vorangeht, denn zu diesem Gebiet zählen wir doch auch die mediane Mantelseite der primären Balkenwulst. Es besteht diese, wie wir sahen, in der Differenzierung in den unteren Zelllagen.

Jenes große dorsale Mantelgebiet, das hinter dem Stirnpol beginnt, zeigt gleichfalls eine höhere Entfaltung bei den Insektivoren den Mikrochiropteren gegenüber. Dabei ist die Differenzierung nach dem gleichen Plane durchgeführt wie im Stirnpol. Vor allem ist die Abgrenzung in ein äußeres Längsfeld überall gut durch-

geführt, wenngleich im occipitalen Mantelteil weniger gut (Fig. 4) als im mittleren Mantelteil (Fig. 2, 3), am besten kommt sie aber jedenfalls im Balkengebiet zur Geltung (Fig. 3). Dort, und eben im genetischen Zusammenhang mit der Balkenbildung, erweist sich auch der primäre Gyrus fornicatus schärfer entfaltet, was sich in einer Einsenkung der ersten Zellschicht zeigt *(v)*, entlang des ganzen Balkens. Da entsteht bei den Carnivoren in der Außenfläche der Rinde der Sulcus suprasplenialis. Hinten im Occipitallappen ist bereits bei dem Igel eine Furche vorhanden (Fig. 4 *v'*) welche, verglichen mit den Carnivoren, das hintere Ende des späteren Sulcus suprasplenialis vorstellt. Es zeigt sich dann diesbezüglich mehr Anschluß der Insektivoren an die Carnivoren als an die diesbezüglichen Zustände der Glires, die doch niederere sind als die der Carnivoren.

Diese ganze Differenzierung in ein äußeres und inneres Längsfeld besteht jedoch, um nochmals es hervorzuheben, nur innerlich in der Architektonik und eine äußere Abgrenzung beider Felder durch eine wenn auch nur erst beginnende Fissura lateralis, wie sie bei Pteropus auftritt (4, 5), wurde noch nicht erreicht. Wie aber bei Pteropus diese Fissur hinten im occipitalen Mantelteil nicht zur Entfaltung gelangt, so ist auch bei den Insektivoren dort die Differenzierung eine geringere. Wie wir schon gesehen haben, besteht der Unterschied zwischen dem inneren und dem äußeren Längsfeld in folgenden Punkten. In der oberen Lage der zweiten Zellschicht zeigt sich im inneren Längsfelde eine in senkrechte Reihen gestellte Anordnung (Fig. 2, 3 *ilf*), welche Anordnung in dem äußeren Längsfelde *(alf)* allmählich aufgehoben wird. Ebenso zeigt sich dieses Verhalten in der anderen Lage der zweiten Zellschicht, welche Lage schließlich in dem äußeren Längsfelde diffuser wird, um der Rhinalrinde zu sich wieder zu verdichten. Alle diese Zustände gelangen im occipitalen Teil des dorsalen Mantels (Fig. 4) nicht mehr so scharf zur Geltung und zum Schluß ist der Unterschied des Gewebes zwischen beiden Gebieten bis auf die reihenweise Anordnung in der zweiten Zellschicht der medianen Hirnkante verschwunden.

Der dorsale Großhirnmantel geht unter der Rhinalfurche *(srh)* in jene Rindenhälfte über, deren Gesamtheit als Pyriformrinde bezeichnet wird. Der Uebergang der beiden Mantelhälften, der dorsalen in die ventrale, wird vermittelt durch die Rhinalfurchenrinde, welche bei Mikrochiropteren noch keine bestimmte Differenzierung aufweist gleich wie auch bei den Nagetieren, warum

diesbezüglich die Zustände dieser mehr an die der Mikrochiropteren, jene der Insektivoren aber eher an Carnivoren erinnern.

Es besteht die Differenzierung jener Rinde des Igels abermals nicht in Veränderungen in der ersten Zelllage der Rinde, welche sich genau so verhält wie jene in der dorsalen Mantelhälfte, als vielmehr in dem Verhalten der unteren Zelllagen. Die obere Zelllage der zweiten Zellschicht ist zwar bezüglich der Höhe stark vermindert, sonst aber nicht verändert. Was an ihr aber verloren geht, wird ersetzt durch eine massige Entfaltung der schon früher bestandenen Faserlage zwischen ihr und der unteren Zelllage der zweiten Schicht *(cl)*. Letztere Zelllage, von ansehnlicher Mächtigkeit, verschmilzt stellenweise sogar mit der dritten Zellschicht, um sich dann aber mit Beginn des ventralen Mantelteiles von ihr wieder zu trennen und nach oben in diese Rinde einzubiegen. Diese ganze Formation, so wie ich sie eben darstellte, findet sich indessen weder im Stirnpol (Fig. 1), noch im occipitalen Mantelteil (Fig. 4), beschränkt sich vielmehr nur auf das Balkengebiet (zwischen *2* und *3* auf Textfig. 1) und ist somit mit dem als Inselgebiet von mir bezeichneten (3, 4) bei anderen, hauptsächlich carnivoren Formen homolog. Ein Vergleich mit Querschnitten vom Mardergehirn (4, Fig. 47; 3, Textfigg. 12, 19, 20) läßt es erkennen, daß wir es in jener mächtigen Markfaserlage beim Igel (Fig. 2, 3 *cl*) mit der Capsula lateralis, in der darunter liegenden Zelllage aber mit dem Claustrum *(cla)* zu tun haben, und daß die darauffolgende Marklage die Capsula externa *(ce)* ist, worauf der Linsenkern *(lk)* folgt.

Also bezüglich eines Inselgebietes wäre der Anschluß des Insektivorengehirns enger an niedere Carnivoren als an das niederere Großhirn der Nager.

Die Rinde des ventralen Mantels oder die sog. Pyriformrinde, da sie ja den Lobus pyriformis darstellt, ist auch bei den Insektivoren kein architektonisch einheitliches Gebiet, sondern gliedert sich in zwei Längsgebiete, von denen das dorsale wieder in zwei Längsfelder zerfällt. Dieses Verhalten habe ich bisher ebensowenig betont in meinen früheren Arbeiten, wie es auch andere unterließen. Was mich betrifft, so lag der einzige Grund darin, daß ich ausgedehntere Untersuchungen dafür für wünschenswert erachtete.

Schon äußerlich zeigt sich eine sehr seichte Längsfurche am Tuberculum olfactorium (Textfig. 1 B *s*), welche zwischen der

Grenzfurche der lateralen Riechwurzel (Funiculus olfactorio-corticalis inferior) dem Tuberculum gegenüber zwischen diesem und jenem ein kleines schmales Gebiet abgrenzt (Fig. 1 zwischen *s* und *s'*). Damit werden hier am Stirnpol drei Rindengebiete abgegrenzt, die verschiedene Strukturen aufweisen. Das erste Gebiet erstreckt sich von der Rhinalfurche *(srh)* bis zur unteren Grenze der lateralen Riechwurzel *(s)*, das zweite liegt zwischen dieser und dem eigentlichen Tuberculum olfactorium (zwischen *s* und *s'*) und das dritte endlich ist das Tuberculum selbst *(gao)*. Jene von oben dritte Furche *(s')* hört noch vor dem Ende das Tuberculum olfactorium auf und damit schwindet auch das schmale Uebergangsfeld; das obere Feld (Fig. 2 $g' + g''$) grenzt dann direkt an das Tuberculum *(gao)*.

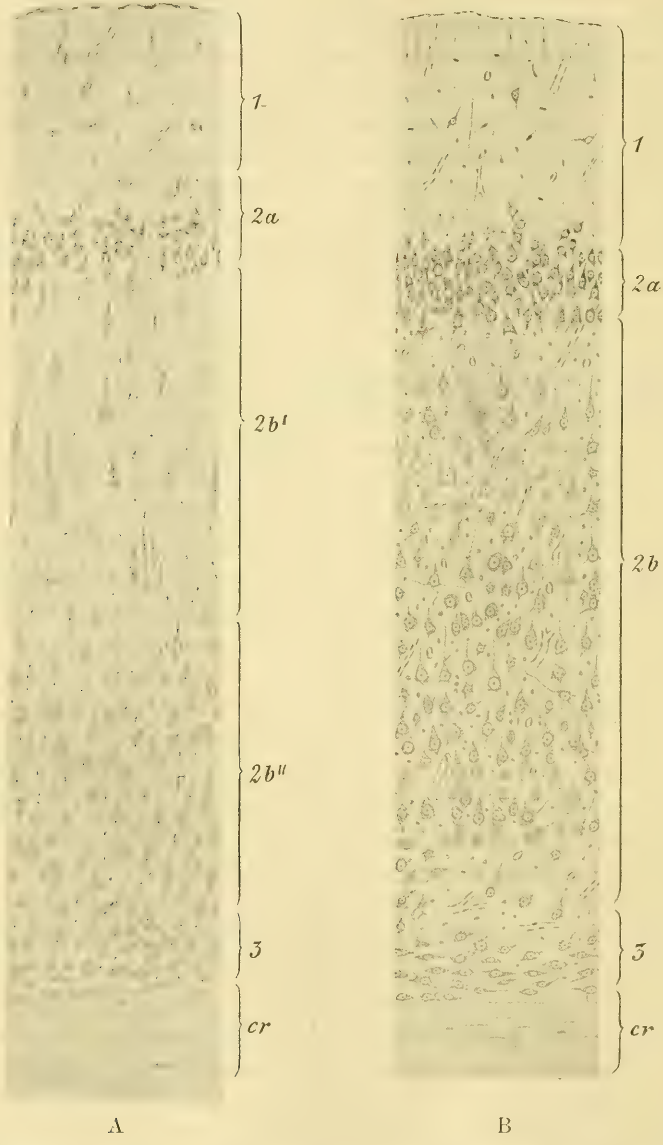
Mit dem Aufhören der lateralen Riechwurzel *(foci)*, die ja ein mächtiges Längsbündelsystem in der oberen Lage der Plexiformschicht der Rinde ist, und mit dem damit zusammenhängenden Aufhören der Grenzfurche wird indessen ein einheitliches Verhalten in dem „Gyrus pyriformis" durchaus nicht erreicht, vielmehr bleibt die architektonische Differenzierung in ein oberes Feld (Fig. 3 $g' + g''$) und ein unteres, gut erhalten und gelangt durch eine hinten am Occipitallappen sich findende geringe Furche (Fig. 4 und Textfig. 1 A *srh'*) auch äußerlich zum Ausdruck.

Wir wollen diese Felder als oberes und unteres Feld des Lobus pyriformis bezeichnen.

Das obere Feld zeichnet sich dem unteren gegenüber durch die auffallende Dichtigkeit der ersten Zellschicht nicht nur, sondern auch durch die starke Tingierbarkeit ihrer Zellen aus. Durch die dichte Stellung dieser Zellen ist diese Rinde auch der Rinnenrinde oder der Rinde des Inselgebietes und der Dorsalrinde gegenüber wohl gekennzeichnet. Die Oberfläche dieser Schicht ist im Stirnpol in viele ganz konstante Falten gelegt und mit der Schicht erstrecken sich diese auch auf das Zwischenfeld (Fig. 1). Diese Falten gleichen sich dann hinter dem Stirnpol allmählich (Fig. 2) völlig aus, so daß dann die Oberfläche eben ist (Fig. 3, 4).

Ist somit in dem gleichmäßigen histologischen Verhalten der ersten Zelllage eine Einheitlichkeit des oberen Feldes gesichert, so fehlt eine solche einer oberen Lage der zweiten Zellschicht. Diese Schicht ist im ganzen oberen Feld in zwei Lagen differenziert, welche Differenzierung jedoch im Stirnpol sich nicht zeigt (Fig. 1), dann aber allmählich im Balkengebiet zur vollen Entfaltung ge-

langt (Fig. 3), um dann im Occipitalgebiet wieder zu verschwinden (Fig. 4).



Textfig. 3. Erinaceus. Zwei Querschnittstücke aus dem Querschnitt auf Fig. 3. A aus dem dorsalen, B aus dem ventralen Teil des oberen Pyriformisfeldes. *1* Plexiformschicht, *2a* erste Zellschicht, *2b* obere, *2b'* untere Lage der zweiten Zellschicht, *3* dritte Zellschicht, *cr* Corona radiata.

Im oberen kleineren Stück des oberen Feldes, also jenem, welches direkt an das Inselgebiet angrenzt (Fig. 1—4 *g''*), zeigt sich in der oberen Lage der zweiten Zellschicht ein eigenartiges Verhalten. Denn während die erste Zelllage, wie schon erwähnt, ihr dichtes Gefüge wahrt (Textfig. 3 A *2a*), stehen die zumeist sich intensiv tingierenden Pyramidenzellen der oberen Zelllage der zweiten Schicht weit auseinander *(2b')*. Zwischen ihnen liegen nur wenige kleine, zumeist sternförmige Zellen von blasser Färbung. Dabei gelangt eine bestimmte Anordnung, etwa eine reihenweise, nicht zum Ausdruck, wenngleich es stellenweise auch so scheinen möchte. So geht dann diese Zelllage allmählich in jene des unteren Nebenfeldes über.

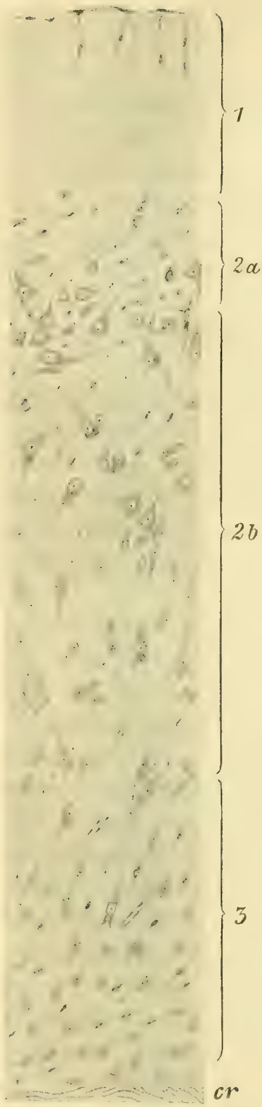
Die untere Zelllage der zweiten Zellschicht *(2b'')* besteht aus allen Zellformen der verschiedensten Zellgrößen. Größere Pyramidenzellen wechseln mit kleineren ab und zwischen ihnen liegen Sternzellen von verschiedener Größe. Auch sind manche von den Zellen durch intensivere Färbung von den anderen ausgezeichnet, ohne daß so intensiv gefärbte Elemente durch ihre größere Zahl den Charakter der Schicht beeinflussen würden.

Allmählich neigen sich die Längsachsen der untersten Zellen der Schicht, bis sie eine horizontale Lage erreichen und sich sodann der dritten Zellschicht *(3)* anschließen. Hierdurch ist eine Grenze zwischen den beiden Zelllagen stellenweise unkenntlich.

Im unteren Teil des oberen Feldes vom Lobus pyriformis zeigt sich in der ganzen zweiten Zellschicht eine gleichmäßige Anordnung der Zellen (Textfig. 2 B *2b*), so daß die ganze Schicht einheitlich erscheint und die verschiedensten Zellformen nebeneinander liegen. So berührt diese Schicht die dritte *(3)* Schicht, deren Zelllagen zugenommen haben. Es stellen sich dann stellenweise — wie auf der abgebildeten Stelle — zellenlose Lücken zwischen der zweiten und dritten Zellschicht ein und damit gewinnt in der Balkengegend die dritte Schicht an Mächtigkeit (Fig. 3), allein im occipitalen Mantelteil stellt sich abermals das frühere Verhalten ein (Fig. 4).

Es zeigt sich somit auch hierin das Bestreben, dem vorderen und hinteren Mantelteil gegenüber höhere Differenzierungen im Balkengebiet zu erreichen.

Schon durch das fast plötzliche Erlöschen, durch das Spärlichwerden der Zellen und Aufhören ihrer intensiveren Färbung, in der ersten Zellschicht im unteren Pyriformisfeld (Fig. 1—4), aber auch durch die Veränderung der Architektonik der unteren



Textfig. 4. Erinaceus. Ein Querschnittstück aus dem unteren Felde des Gyrus pyriformis. *1* Plexiformschicht, *2a* erste, *2b* zweite Zellschicht, *3* dritte Zellschicht, *cr* Corona radiata.

Schichten sticht dieses Feld dem oberen gegenüber sehr ab. Während dann hinter dem Stirnpol diese beiden Veränderungen zusammenhalten, ist dies in dem Stirnpol insofern nicht der Fall, als in dem schon angeführten Zwischenfeld (Fig. 1 zwischen *s* und *s'*) die frühere erste verdichtete Zellschicht neben den veränderten unteren Schichten besteht.

Es zeigen sich hier sowohl (Fig. 1), wie eine Strecke hinter dem Stirnpol (Fig. 2) große — die größten im Pallium des Igels — Zellen in der zweiten Schicht (Textfig. 4 *2b*), die auch in die erste Zellschicht *(2a)* übergreifen. Es liegen diese Zellen zumeist mit anderen kleineren vergesellschaftet in auseinander gelegenen kleinen Gruppen, zwischen denen zellenarme bis zellenfreie Stellen sich finden. Diese großen Zellen sind zum Teil Pyramidenzellen, zum Teil Sternzellen, zum Teil sind es aber auch solche, die mehr Zwischenform sind. Sie färben sich alle nur blaß mit Methylenblau, und da auch die kleinen Zellen gegen diesen Farbstoff sich so verhalten, gibt es an dieser Stelle, wie denn überhaupt im unteren Feld des Gyrus pyriformis, keine tiefgefärbten Zellen. Ich hebe dies darum hier hervor, da bei den Nagern und Carnivoren, wie denn wohl auch bei anderen höheren Säugetieren, die tiefe Färbung mancher Zellen dieses Gebietes höchst charakteristisch ist, wie ich dies seinerzeit gezeigt habe (4).

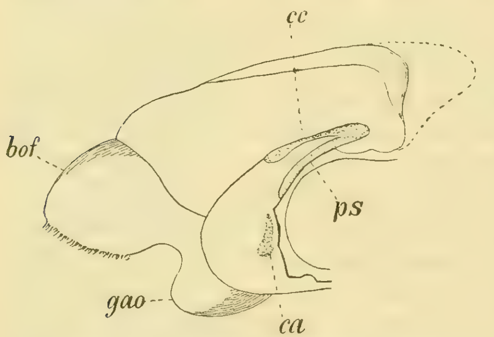
Auf die zweite Zellschicht folgt die dritte. In dieser findet sich eine schichtenweise parallele Anordnung der Zellen nicht und es besteht die ansehnliche dritte Schicht *(3)* aus kleineren Elementen der verschiedensten Form. Auch hier findet sich keine Neigung zu einer tieferen Tink-

tion mancher Elemente, sondern es sind alle Zellen nur blaß gefärbt.

Die großen Zellen der zweiten Zellschicht finden sich eigentlich nur im hinteren Teil des Tuberculum olfactorium und zu Beginn des Lobus pyriformis, damit hören sie denn auf, doch erstrecken sie sich an letzterer Stelle auf den ganzen Gyrus (Fig. 2). Ein histologischer Gegensatz besteht zwischen Tuberculum und diesem Teil des Gyrus eigentlich nicht und das Tuberculum ist somit nur eine durch äußere Zustände bedingte Auftreibung der vordersten Pyriformrinde, ihm darum eine spezielle Bedeutung zuzumessen, ist somit völlig verfehlt. In der zweiten Zellschicht kommen mehr medianwärts auch einzelne Gruppen kleinster Zellen vor (Fig. 1, 2), es sind dies die sog. Ganserschen Riechinseln.

Wenn wir den Gyrus pyriformis also seiner Rinde nach betrachten, so ergibt es sich, daß dieser schon bei den niederen Formen, wie Chiropteren und Insektivoren sind, kein einheitliches Gebilde ist, sondern seiner ganzen Länge nach in ein dorsales und ein ventrales Gebiet zerfällt, die sich durch ihre Architektonik gut voneinander unterscheiden. Dieses Verhalten zeigt sich dann auch bei den Nagern und den Carnivoren — bezüglich der Fledermäuse und dieser beiden letzten Gruppen möchte ich auf meine Arbeit über die Großhirnrinde verweisen (4) — bei welch letzteren das obere Gebiet schon eine weitere höhere histologische Differenzierung eingeht, die allerdings in geringerem Grade sich auch bei den Nagetieren eingestellt hat. Dem gegenüber wäre zu betonen, daß das untere Pyriformisgebiet nirgends histologische Fortschritte zeigt, vielmehr bei niederen wie höheren Formen histologisch gleich bleibt. Außerdem kommt es noch in Betracht, daß das obere Pyriformisfeld durch die Capsula lateralis mit der Dorsalrinde in inniger Beziehung steht und daß dieses obere Pyriformisfeld, dessen Architektonik ja ungemein mehr dem Typus der Dorsalrinde näher steht als dem des ventralen Pyriformisfeldes in der Occipitalgegend, große Fasermassen in den oberen Schenkel des Balkens entsendet und nicht in das Psalterium. Dies gilt auch für die ganze Temporalgegend. Vergleichen wir nun dieses Verhalten mit den Zuständen niederer Carnivoren, wie es eben die Musteliden sind, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß der Lappen hinter der Fossa Sylvii, also jener Lappen, welcher aus dem Gyrus postsylvius und dem Intercalargyrus besteht, sich phyletisch wohl aus dem Occipito-temporalteil des oberen Pyriformfeldes

niederer Formen, wie eben die Insektivoren sind, entfaltet hat, womit dann in Zusammenhang stände, daß der Sulcus rhinalis posterior, also jener hinter der Sylvischen Furche der höheren Formen mit jenen niederer, der Chiropteren und Insektivoren u. a. nicht identisch ist. Zu einem Beginn scheint es bei dem Igel schon gekommen zu sein. Ich verweise auf jene beginnende Furchenbildung beim Igel, die am hinteren Rande des primären Pyriformgyrus sich zeigt (Textfig. 1 und Fig. 4 *srh'*). Ich habe auf Textfig. 1 diese Furche nach vorn verlängert (unterbrochene Linie), bis sie den Sulcus rhinalis geführt. Hier denke ich mir nun die Sylvische Furche (unterbrochene Doppellinie) sich bilden in einem späteren phyletischen Stadium des Großhirnmantels als die Insektivoren, speziell der Igel, dies vorstellen. Dann würde die primäre Rhinalfurche nur bis zur Sylvischen Furche erhalten bleiben, ihre scheinbare Fortsetzung nach hinten, der spätere Sulcus rhinalis posterior der höheren Formen, also der Musteliden, würde aber eine Neubildung sein, die ein Stück Rinde vom primären Pyriformgyrus abtrennt und dem dorsalen Mantelteil anschließt. Dieser Vorgang erklärt ja auch gut die verschiedene architektonische Gliederung der oberen Pyriformrinde bei dem Igel, wenigstens bis zu einem bestimmten Grade.



Textfig. 5. Talpa. Sagittaler Längsschnitt durch das Großhirn. Mit unterbrochener Linie ist der Mantel von Erinaceus aufgezeichnet. *gao* Ganglion areae olfactoriae, *ca* Commissura anterior, *bof* Bulbus olfactorius, *ps* Psalterium, *cc* oberer Schenkel des Balkens.

Es würde dann mit der gebildeten Fossa Sylvii und der hinteren Rhinalfurche jenes hypothetische Stadium erreicht sein, welches ich auf Fig. 1 rechts in meiner Großhirnarbeit (4) abbildete. Dieses Stadium zeigt neben der Sylvischen Furche das Inselgebiet wohl umgrenzt und außer der Lateralfurche noch eine beginnende andere Furche unter jener.

Es gelangen aus dem hinteren oberen Felde des Pyriformgyrus des Igels viele Fasern in den oberen Schenkel des Balkens und ein guter Teil begibt sich auch in den Funiculus thalamo-

prosencephalicus. All das Mitgeteilte spricht somit dafür, daß das obere Feld im Gyrus pyriformis der niederen Formen, wie der Igel eben ist, wenigstens im occipito-temporalen Abschnitt nicht dem Riechgebiet zuzurechnen sei, sondern das plastische Material für spätere andere Bildungen abgibt.

Ich habe den medio-sagittalen Längsschnitt des Talpagehirns auf Textfig. 5 abgebildet und es gelangt damit ein solcher zum ersten Male zur Verwertung, da Ganser (2) den medio-sagittalen Längsschnitt unberücksichtigt ließ. Da erkennen wir denn, daß der Balken ähnlich dem von Erinaceus aus einem dorsalen kurzen *(cc)* und einem ventralen, noch immer etwas längeren Schenkel, dem Psalterium *(ps)* gebildet wird. Allein es zeigt sich da etwas, was bei Erinaceus sich nicht findet, nämlich eine starke Verschmälerung der Höhe in der Mitte des oberen Balkenschenkels. Aber auch die Commissura anterior zeigt trotz des großen Geruchsvermögens einen Zustand, der weder bei Erinaceus noch bei den Spitzmäusen sich vorfindet. Während nämlich in derselben *(ca)* der ventrale Abschnitt in ursprünglicher Mächtigkeit sich erhielt, ist der obere ein schmälerer Streifen und hat somit etwas von seiner Masse eingebüßt.

Dann habe ich auf diese Abbildung von einem gleichen Längsschnitt eines jugendlichen Erinaceusgehirns den hinteren Abschnitt des Großhirnmantels mit unterbrochener Linie eingetragen. Aus diesem Vergleich erhellt dann, daß dem Talpagehirn vom hinteren Großhirnmantel ein Stück des Erinaceusgehirns fehlt.

Ein Widerspruch scheint ja allerdings zu bestehen, denn von oben betrachtet (ich verweise auf Gansers Abbildung, 2, Fig. 1), decken die beiden Großhirnhemisphären medianwärts noch mehr zu als bei Erinaceus, nämlich auch die beiden vorderen Vierhügel. Allein dieses Plus bezieht sich ausschließlich auf den dorsalen, über der Rhinalrinne gelegenen Mantelteil und dann ist infolge der Schädellänge das Gehirn bei Talpa gedrungener als bei Erinaceus. Das Fehlende am Großhirnmantel von Talpa Erinaceus gegenüber bezieht sich somit auf den oberen Teil des Pyriformgyrus und dieses Fehlen steht gewiß im Zusammenhang mit der Verschmälerung der Mitte des dorsalen Balkenschenkels, sowie mit jenem Manko in der Commissura anterior.

Suchen wir dann nach dem Grunde dieses Ausfalles bei Talpa [1]),

1) Daß das „Occipitalhirn“ bei Talpa sehr gering entwickelt ist darauf hat bereits Ganser hingewiesen (l. c. p. 626).

denn bei den Soriciden besteht er nicht, so können wir nur die Reduktion des Sehorganes dafür verantwortlich machen. Darum dürfte in dem dorsalen hinteren Teil des Pyriformgyrus der Insectivora die Sehrinde mit enthalten sein. Damit möchte ich aber nicht sagen, daß nicht auch andere, zur Zeit nicht gesonderte Rindenkomponenten sich dort befinden würden, im Gegenteil, ich nehme dies sogar an. Wichtig wäre nur, daß der primäre Pyriformgyrus der Insektivoren und wohl auch vieler anderer niederer Formen, unter anderem der Chiropteren, hinten nur mit seinem ventralen, äußerlich nicht abgegrenzten Teil dem Pyriformgyrus der höheren Formen, wie etwa der Carnivoren, homolog ist, daß damit der hintere Teil der Rhinalfurche von der Stelle an, von wo die radiale Struktur der „Pyriformisrinde" beginnt, der Fissura rhinalis lateralis posterior der höheren Formen, mit den Carnivoren beginnend, nicht entspricht.

Wir müßten uns dann die phyletische Entfaltung — die Ontogenese bei Carnivoren müßte hier entscheiden — wie gesagt, so vorstellen, daß das hintere Ende der primären Rhinalfurche sich nach oben biegt im Laufe der Phylogenese und zur Sylvischen Furche wird, indessen eine von Erinaceus beginnende neue Furche den bleibenden Gyrus pyriformis von jenem oberen, dem späteren Schläfenlappen abgrenzt, welcher Lappen sich dann hinter dem Inselgebiet weiter differenzieren würde.

Um aber wieder auf die Großhirnrinde der Insektivoren zurückzukommen, so steht dieselbe bezüglich ihrer Differenzierung zwischen jener der Mikrochiropteren und der Makrochiropteren und es werden bei den Chiropteren wohl möglicherweise noch solche vermittelnde Formen, wie bezüglich der Großhirnrinde erinaceusähnlich, als Zwischenglied aufzufinden sein. Die Bearbeitung der Großhirnrinde der Makrochiropteren würde bezüglich der Rindenentfaltung des Großhirnes aber auch in anderer Richtung lohnend sein. Es zeigt sich bei den Insektivoren eine deutliche Differenzierung der Dorsalrinde in ein inneres und äußeres Längsfeld (Textfig. 1 A), wobei aber die Entfaltung eines Stirnhirnes sowohl wie des Gyrus splenialis gut eingesetzt hat. Aber auch bezüglich des Inselgebietes sind höhere Zustände erreicht als bei den Mikrochiropteren.

Im Verhältnis zu den Makrochiropteren stehen sie aber auf einer tieferen Stufe, was durch einen Vergleich des Balkensystems klar wird (Fig. 5), denn bei den Makrochiropteren *(b)* ist der

dorsale Balkenschenkel länger als der ventrale, welchem Stadium alle bekannten Insektivoren noch fern stehen *(a)*.

Auf diese Weise füllt die Kenntnis der Großhirnrinde der Insektivoren — unter denen diesbezüglich die Soriciden am höchsten stehen dürften — eine Lücke in unserer Kenntnis der Phylogenese der Großhirnrinde gut aus.

Heidelberg, im April 1909.

Literatur.

1) Flatau, E., und Jacobsohn, L., Handbuch der Anatomie und der vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere, Berlin 1899.
2) Ganser, L., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphol. Jahrb., Bd. VII, 1882.
3) Haller, B., Beiträge zur Phylogenese des Großhirns der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXIX.
4) — Die phyletische Entfaltung der Großhirnrinde. Ebenda, Bd. LXXI.
5) — Mitteilung über das Großhirn von Pteropus edulis. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
6) Hirsch, O., Demonstration zum Verlauf der pallialen Kommissuren bei Pteropus edulis. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
7) Leche, W., Ein eigenartiges Säugetiergehirn, nebst Bemerkungen über den Hirnbau der Insektivoren. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.

Tafelerklärung.

Allgemeine Bezeichnungen:

srh Fissura rhinalis primarius
srh' Fissura rhinalis secundarius
gf Gyrus fornicatus primarius
ilf inneres } Längsfeld des Dorsalmantels
alf äußeres }
g' unteres } Stück des oberen Pyriformisgebietes
g'' oberes }
foci Funiculus olfactorio-corticalis inferior oder seitliche Riechwurzel
gao Tuberculum olfactorium, s. Ganglion areae olfactoriae
lpy Lobus s. Gyrus pyriformis
str Striatum
tbs Tractus cruciatus olfactorii
lk Linsenkern
ce Capsula externa
cl Capsula lateralis
cla Claustrum
ga Gyrus ammonis
cc oberer Schenkel des Balkens
ps Psalterium.

Tafel 26.

Erinaceus europaeus, Querschnitte durch das Großhirn.

Fig. 1. Durch den Stirnpol (s. Textfig. 1 *1*).
Fig. 2. Etwas vor dem Balkenknie (s. Textfig. 1 *2*).
Fig. 3. Etwas hinter dem Balken (s. Textfig. 1 *3*).
Fig. 4. Durch das Occipitalende (s. Textfig. 1 *4*).
Fig. 5. Medio-sagittale Längsschnitte durch den ganzen Balken, a von Erinaceus, b von Pteropus (Embryo).

Aus dem anatomischen Institut in Jena.

Entstehung des Blutes bei Bufo vulgaris.

Von

Harald Mietens.

Mit 10 Figuren im Text.

In der Literatur über Entstehung des Blutes bei Amphibien lassen sich drei Richtungen unterscheiden. Die einen Forscher leiten es vom inneren, die anderen vom mittleren Keimblatt ab. Dazwischen steht eine vermittelnde Richtung.

Die Annahme einer entodermalen Blutanlage ist zugleich die ältere. GOETTE hat diese Auffassung zuerst klar formuliert: „Am unteren und seitlichen Umfange der Dotterzellenmasse der Batrachierembryonen bilden sich in der ersten Larvenperiode Inseln von Blutzellen, indem einzelne von den großen peripherischen Dotterzellen zu Haufen kleinerer runder Zellen zerfallen".

Eine Reihe späterer Untersucher schloß sich der GOETTEschen Ansicht an. MAURER (Siredon) und BRACHET (1898) (Triton alpestris) stimmen mit GOETTE überein. NUSBAUM findet bei Anuren Blutbildung in der noch rein entodermalen Leber, indem „die Zellelemente, die in der auf betreffendem Stadium mehrschichtigen und verdickten Leberwand wie überhaupt im Dotterentoblast dicht zusammengedrängt sind, sich allmählich lockern, schärfere Konturen erhalten, kugelig werden und als freie Blutkörperchen sich ablösen".

SCHWINK untersuchte mehrere, sowohl anure als urodele Arten und fand die Blutbildung im allgemeinen nach demselben Modus vor sich gehen. Nach hinten von den Anlagen der Vv. omphalomesentericae treten die Blutkörperchen auf, zuerst eine Strecke hindurch in einer paarigen, seitlich gelegenen, weiter hinten in einer unpaaren, rein ventralen Blutinsel. Sowohl die unpaare wie die paarige Blutinsel liegen in grubenförmigen Vertiefungen des Entoderms und werden von diesem auf der einen, vom Meso-

derm auf der anderen Seite begrenzt. Bei Salamandra atra jedoch fand Schwink abweichende Verhältnisse, indem das Mesoderm in der Gegend der Blutbildungszone Teilungsspindeln aufwies, die senkrecht zur Mesodermfläche standen, somit einzelne Zellen auszuwandern schienen. Schwink spricht die Vermutung aus, daß, da das Mesoderm durch Delamination vom zentralen Dotter entsteht, möglicherweise die entodermal entstehenden Blutkörperchen eigentlich zum Mesoderm gehören, somit bei den Amphibien eine cänogenetische Verzögerung der Mesodermbildung vorliegt.

Letztere Ansicht findet sich auch bei Ziegler. „Die Amphibien erschweren die Aufstellung eines allgemeinen Gesetzes am meisten, da bei denselben, wie es scheint, die Blutanlagen von dem Mesoderm auf den Dotter verschoben sind; eine solche Verlagerung ist nicht unerklärlich, da der laterale Rand der Mesodermstreifen in früheren Stadien kontinuierlich mit dem Dotter zusammenhängt.“

Brachet ist der erste, der jede Beteiligung des inneren Keimblatts an der Blutbildung bestreitet. Bei seinen späteren Untersuchungen (1903) findet er für Rana temporaria eine rein mesodermale Blutbildung. Hier beschränkt sie sich auf einen scharf umgrenzten medio-ventralen Mesodermbezirk, der dem ganzen Vaskularapparat den Ursprung gibt. Für die Urodelen konnte Brachet nicht mit derselben Sicherheit auftreten. „Il ne m'est pas possible d'exclure d'une façon absolue la participation des parties ventrales du mesoblaste dans la formation de l'apparat vasculaire sanguin“ sagt er für Axolotl.

Ziemlich gleichzeitig erschienen die Untersuchungen von Marcinowski (Siredon) und Mollier (Triton und Bufo). Beide Autoren bestätigen für Urodelen den von Brachet an Rana beobachteten Vorgang. Der Ursprung der Blutkörperchen liegt im medioventralen Mesoderm. Nach vorn zu ist die Blutbildungszone in zwei seitlich gelegene Blutinseln geschieden, die kaudal in eine unpaare übergehen. Ein Teil der Blutinselzellen bildet sich zu Endothelien um, während das Gros zu Blutkörperchen wird. Nach Mollier wird bloß der zuletzt von den seitlichen und ventralen Teilen des Urmundes aus entstandene — peristomale — Mesoblast zur Blutinsel. Diese ist unpaar, doch gabelt sie sich in der Lebergegend in zwei Hörner, die die paarige Blutinsel liefern. Mollier läßt unentschieden, ob das peristomale Mesoderm lediglich von den Urmundlippen auswächst, oder ob auch

der zentrale Dotter durch Delamination mesodermale Elemente liefert.

Für Anuren steht MOLLIER auf dem alten Standpunkt, daß hier die Blutinsel von den ventralen Dotterpartien gebildet wird. Das Mesoderm soll hier zu Beginn der Blutbildung nur lateral als selbständige Schicht bestehen. „Der Blutzellenstrang (Blutinsel) bleibt, soviel ich an Embryonen von Bufo cinereus beobachten konnte, ununterbrochen noch längere Zeit mit dem Dotter in Zusammenhang . . . . Bei Anuren ist folglich die Blutbildung vom histogenetischen Standpunkt entschieden eine vorwiegend entodermale, gegenüber der vorwiegend mesodermalen bei Triton."

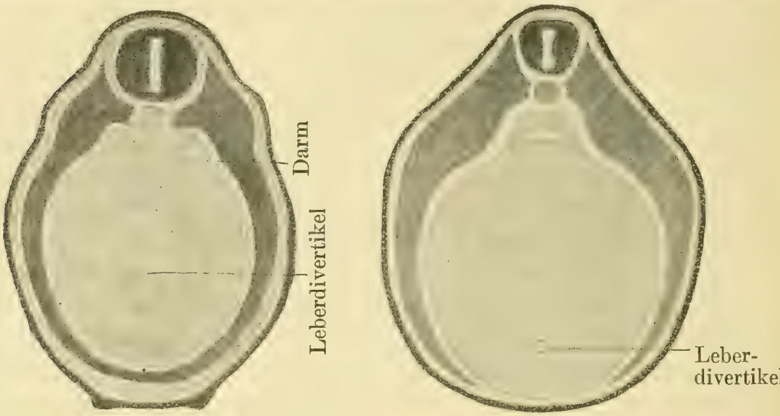
Im jüngsten Referat von GREIL wird kurz die mesodermale Abkunft der Amphibienblutinsel bestätigt. (GREIL hat von primären Holoblastiern hauptsächlich Ceratodus untersucht.) Im Gegensatz zu MOLLIER spricht GREIL auch dem vom Dach des Archenteron entspringenden — axialen — Teil des mittleren Keimblatts, neben dem peristomalen einen Anteil an der Blutbildung zu. Und zwar sind es die am meisten ventral gelegenen Randstreifen der beiderseitigen Mesodermflügel, die in Verbindung mit dem direkt anstoßenden peristomalen Mesoderm die Blutinsel liefern.

Sämtliche neuere Untersucher stimmen somit für einen mesodermalen Blutursprung bei Urodelen. Auf den Widerspruch mit den früheren Angaben komme ich noch zu sprechen. Hingegen sind die Meinungen über das Verhalten der Anuren noch geteilt. Die alte Ansicht vom entodermalen Mutterboden des Blutes hat auch in jüngerer Zeit eine Bestätigung von seiten MOLLIERS erhalten. Eine erneute Behandlung der Frage ist somit notwendig, um so mehr als die Blutbildung bei Anuren überhaupt nicht in dem Maße eingehend untersucht wurde, wie es bei Urodelen der Fall.

Die ersten Entwicklungsstadien konnten nicht untersucht werden. Bei meinen jüngsten Stadien geht hinten noch die Gastrulation vor sich und Chorda und mittleres Keimblatt sind noch nicht gesondert. Nach vorn zu ist das axiale Mesoderm in seinen dorsalen Partien sowie Chorda und Medullarrinne stets sichtbar.

Ich teile den ganzen Vorgang der Blutbildung in 4 Stadien, die aber nicht ganz scharf voneinander zu trennen sind, um so mehr als der Vorgang bei den einzelnen Individuen zeitlich stark variiert.

I. Stadium. 2—3,5 mm. Der Herzschlauch fehlt entweder noch ganz oder ist durch einzelne Zellen angedeutet. Der Leberdivertikel ist auf 22—25 Schnitten zu verfolgen; vorn hängt sein



a b

Lumen durch eine weite Oeffnung mit dem Darm zusammen (Fig. 1a); nach hinten ist die Verbindung durch einen stark pigmentierten Streifen angedeutet. Von einer Sonderung der Leberanlage ist noch nichts zu sehen.



c

Fig. 1. Schema.

In der Herzgegend bildet das Mesoderm ein kontinuierliches vom Entoderm durch einen breiten Spalt getrennten Band (Fig. 1a). Dorsal verschmilzt es mit dem Sklerotom und Nierenanlagen. Bei etwas älteren Larven ist es bereits in die beiden Lamellen gespalten, wobei das viscerale Blatt bedeutend stärker ist als das parietale.

Kaudal wird die Grenze zwischen innerem und mittlerem Keimblatt undeutlicher. Viscerales und parietales Blatt fließen zusammen und liegen eng an dem breiten Leberteil des Dotters.

Diese Erscheinung erklärt sich durch das starke Wachstum der kompakten Leberanlage. Das Mesoderm wird zusammengepreßt. Dorsal noch mehrschichtig, verjüngen sich die beiderseitigen Mesodermlamellen ventral und bilden hier nur noch eine Schicht loser

Zellen. Bei etwas älteren Tieren spaltet sich das mittlere Keimblatt an der Stelle des stärksten Druckes in zwei seitliche Flügel, die frei zwischen Ekto- und Entoderm enden (Fig. 1 b). Zunächst erstreckt sich dieser Spalt auf nur wenige Schnitte. Es findet hier eine Zerreißung der anfangs einheitlichen Schicht statt, worauf auch die zuweilen zwischen den Mesodermenden liegenden freien Zellen hindeuten. Nach BRACHET bleiben in der Lebergegend der Mesodermflügel von Anfang an getrennt, was mit meinen Befunden nicht übereinstimmt.

Das Mesoderm zeichnet sich aus durch seinen bedeutend dichteren Bau. Die Zellen sind kleiner und zahlreicher, die Dotterplättchen liegen dicht aneinander und sind meist kleiner als die des inneren Keimblattes. Die 8—12 μ großen runden bis ovalen Kerne führen eine dichte Chromatinstruktur und einen deutlichen Nucleolus, während die des Entoderms größer sind (12—14 μ), dafür aber heller und undeutlicher. Hier und dort besitzen die Zellen ein feinkörniges Pigment, das sich an einzelnen Stellen zu Inseln zusammenballt. Das Pigment ist im Mesoderm reichlicher vorhanden.

Kaudal von der Lebergegend bildet das mittlere Keimblatt wiederum eine zusammenhängende mehrschichtige Lage. Schon auf den ersten Schnitten nach dem Ende des Leberdivertikels beginnt jedoch die deutliche Spaltgrenze zwischen inneren und mittleren Keimblatt zu schwinden. An einzelnen Stellen läßt sich noch hier und da eine undeutliche Lücke bemerken, weiter hinten erstreckt sich ventral bis ans Schwanzende eine einheitliche Dottermasse. Nur in den dorsalen Partien um die Chorda ist das mittlere Keimblatt als eine starke Schicht kleinerer Zellen durch einen Spalt vom zentralen Dotter geschieden. Ventralwärts verlieren die Mesodermzellen das charakteristische Aussehen, die Spaltgrenze schwindet allmählich und das mittlere Keimblatt geht endlich restlos in den Dotter über. Es ist besonders zu betonen, daß im Gegensatz zu den Urodelen und den übrigen Holoblastiern hier die Seitenplatten primär nie frei zwischen Dotter und Ektoderm endigen, somit kein selbständiges Vorwachsen des mittleren Keimblatts stattfindet. Ein freies Auslaufen der Mesodermflügel treffen wir in der Lebergegend und später am Darm. In beiden Fällen jedoch handelt es sich um eine Spaltung der früher einheitlichen Lamelle, somit um sekundäre Vorgänge.

Nach hinten fortschreitend geht eine allmähliche Sonderung des mittleren Keimblatts vor sich.

In den seitlichen Partien des Dotterkerns setzt eine verstärkte Zellvermehrung ein. Dadurch erhalten die Zellen das oben geschilderte Aussehen. Darauf beginnt die Abspaltung der peripheren Zone. Es tritt eine feine Spalte im obersten Teil auf und rückt allmählich nach unten vor, eine 3—5-schichtige Zelllage — das Mesoderm — vom Dotter abtrennend. Der neugebildete Teil bleibt mit der dorsalen Partie in stetem Zusammenhang. Jedoch ist die Abgrenzung vom Entoderm noch lange nach der Trennung unscharf. Das Entoderm behält eine periphere Zone von kleineren, scharf umgrenzten pigmentierten Zellen, die locker gelegen sind und nachträglich zum Mesoderm übergehen können (Fig. 2).

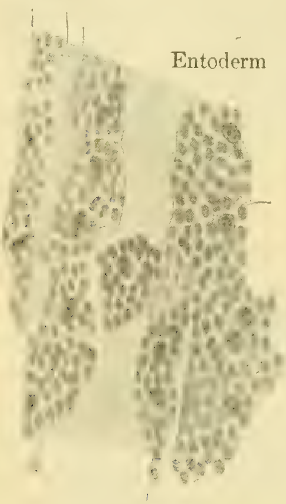


Fig. 2.

Von der Leber bis zur Schwanzgegend geht die Mesodermbildung auf dieselbe Weise vor sich.

Es soll hier nicht eine detaillierte Beschreibung der Mesodermbildung und ihrer Begleitprozesse gegeben werden. Mit der eingehenden Schilderung Brachets stehen meine Ergebnisse in vollständiger Uebereinstimmung. Von großer Wichtigkeit für das Folgende ist die Hauptsache, daß das ventrale Mesoderm der Anuren nicht durch selbständiges Auswachsen von den Urmundlippen entsteht, sondern sich in der ganzen Ausdehnung der hinteren Körperpartie vom zentralen Dotter ablöst.

Zweifellos findet ebenso wie kurz vor so auch nach der Abspaltung eine lebhafte Zellvermehrung in den Mesodermstreifen selber statt. Das mittlere Keimblatt erhält dadurch zunächst ein vom Entoderm verschiedenes Aussehen. Am stärksten ist diese Proliferation in den dorsalen Partien der Seitenplatten. Die Folge davon ist aber weniger ein Wachstum der Seitenplatten als die Auswanderung von Zellen in die umgebenden Regionen. Ich komme darauf noch zurück. Diese Verhältnisse müssen hervorgehoben werden, da Greil noch kürzlich behauptet hat, eine Ablösung von Dotterelementen von der Peripherie des zentralen Dotters geschehe unter keinen Umständen.

Eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des mittleren Keimblatts kann nur für die am meisten dorsal gelegenen Partien des axialen Mesoderms und hier in beschränktem Maße gelten. In den am meisten kaudal gelegenen Bezirk — dem peristomalen Mesoderm — bleibt das mittlere Keimblatt in direkter Verbindung mit dem Ektoderm einerseits und dem Entoderm andererseits. Die Bildung des Mesoderms geht aber auch hier der Hauptsache nach vom zentralen Dotter aus. Seine peripher gelegenen seitlichen und ventralen Teile werden kleinzellig und sondern sich durch Spaltbildung von der unverändert gebliebenen Dottermasse. Am spätesten gelangt die ventrale Partie zur Ausbildung. Die Abspaltung geht dabei in der Richtung craniokaudalwärts, entsprechend dem Verlauf der Abspaltung des ventralen Mesoderms in den vorderen Partien. Mit der Annahme eines Auswachsens des peristomalen Mesoderms von der ventralen Urmundlippe läßt sich diese Tatsache schwer vereinbaren. Ein solcher Prozeß kann nur in der allernächsten Umgebung des Urmundes stattfinden, und dadurch zur Verstärkung des ventralen Mesoderms beitragen.

II. Stadium. 3,5 mm. Endocardschlauch wohl ausgebildet. Der um ihn liegende Teil des visceralen Mesoderms beginnt sich zum Myocard umzuwandeln, indem er den Herzschlauch eng umgreift und bedeutend stärker wird. Kaudalwärts fließen viscerales und parietales Mesoderm zusammen, die ventrale Partie verjüngt sich unter dem Druck der wachsenden Leber und reißt schließlich in der Mitte durch. Die Lücke ist auf etwa 30 Schnitten zu verfolgen; an der weitesten Stelle steigen die Enden der Mesodermflügel bis auf ein Drittel der Dotterhöhe hinauf.

Vom Ende der Lebergegend bis zum Schwanz bildet das Mesoderm eine kontinuierliche Umfassung des inneren Keimblatts, die nur dorsal in der Chordagegend unterbrochen wird. (Vgl. Fig. 4f.)

Nur dorsal ist das mittlere Keimblatt in ein parietales und viscerales Blatt geschieden. Die Spaltgrenze erstreckt sich bis zur halben Höhe des Embryo. Erst mit dem Auftreten der Blutinsel tritt eine Differenzierung auch im ventralen Teil ein.

Die geschilderte Anordnung des Mesoderms im hinteren Körperteil bleibt nur kurze Zeit bestehen. Meist noch während der Bildung des mittleren Keimblatts in den hintersten Partien, beginnen vorn weitere Umwandlungen.

Zusatz. Bei den Larven der 1908-Zucht findet sich eine

eigentümliche Mißbildung. Das Leberdivertikel wächst nach hinten aus, durchbricht schließlich die Wand des Dotterdarms und mündet frei in den periviscerален Raum. Nur einige lose Zellen liegen bei jüngeren Stadien am Eingang. Die Oeffnung ist je nach dem Alter auf 3—10 Schnitten zu verfolgen. Das Divertikel hört entweder hier auf oder es ist nach Schluß der Oeffnung auf einigen Schnitten kaudalwärts zu verfolgen. Es tritt hier somit eine Verbindung des Darmlumens mit der primitiven Leibeshöhle auf. Erst relativ spät bei Embryonen von 6—7 mm wird sie geschlossen, indem die Seitenwände des Divertikels unten zusammenwachsen. Die Endpartie wird zur Gallenblase. Bei den Larven einer früheren Zucht ist der Leberdivertikel stets geschlossen, wenn auch der Kanal zuweilen nur durch eine dünne Zellschicht vom Perivisceralraum getrennt bleibt. Fig. 3 stellt ein älteres Stadium dar. Mitten im Leberparenchym sind die Vv. omphalomesentericae eingelagert. Die Enden der Mesodermstreifen gehen im Leberparenchym auf. An der Basis des Leberdivertikels ist die Anlage der Gallenblase sichtbar. Unterhalb der geschrumpften Chorda der Glomerulus.

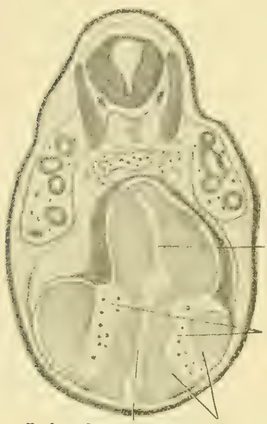


Fig. 3. 3,5 mm.

III. Stadium. 3—6 mm. In der Gegend der hinteren Partie des Leberdivertikels beginnnend, und nach hinten fortschreitend geht allmählich eine sekundäre Verbindung des ventralen Mesoderms mit dem Entoderm vor sich.

Der Hauptsache nach stehen meine Ergebnisse in erfreulicher Uebereinstimmung mit der Darstellung Brachets.

Der ganze Vorgang läßt sich an einer und derselben Serie verfolgen. Da die Verschmelzung von vorn nach hinten verläuft, sind kaudal noch die primitiven Zustände zu sehen, während kranialwärts in der Lebergegend bereits die Bildung der Blutkörperchen beginnt.

Der ventral gelegene Mesodermabschnitt (die spätere Blutinsel) verdickt sich zusehends (Fig. 4f), indem eine intensivere Zellver-

mehrung beginnt und der Zusammenhang der Zellen gelockert wird. Die umgewandelte Partie reicht von $1/3$ bis etwas unter die halbe Höhe



Fig. 4. Schema. Anlage der Blutinsel ist durch Punktierung markiert.

des Dotters, nie aber darüber hinaus. Darauf trennt sich die verdickte Partie von dem dorsal gelegenen Mesoderm vollkommen ab (Fig. 4 e) und tritt zum Entoderm über, mit dem sie eng verschmilzt[1]). Die

1) Zuweilen beginnt die intensive Zellvermehrung erst später, bei der Bildung der Blutkörperchen. Auch die Ablösung des ventralen Teiles ist bei verschiedenen Larven verschieden klar ausgesprochen. Wie bei a kann die mit dem Entoderm verschmelzende Partie des inneren Keimblatts mit den seitlichen Flügeln in Zusammenhang bleiben.

Verschmelzung beginnt an den äußersten Enden der ventralen Platte und schreitet von hier nach unten fort (Fig. 4 d, c, b).

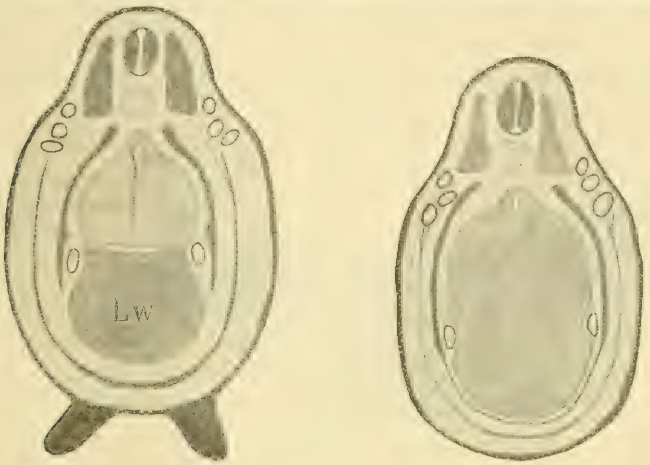
Die Verbindung ist sehr innig. Brachet zeichnet in seiner Fig. 25 einen deutlichen Spalt zwischen der abgetrennten Mesodermpartie und dem Entoderm. Ich habe eine Spaltgrenze nur an den eben verschmolzenen Partien feststellen können. Später verschwindet sie vollkommen und bleibt das Mesoderm nur durch die Beschaffenheit seiner Zellen von dem Entoderm unterschieden. Manchmal wird auch diese Scheidung schwierig, da die Entodermzellen zum Teil mesodermale Beschaffenheit annehmen können. Ich habe wiederholt beobachtet, daß an der Peripherie des Entoderms die Zellen kleiner und ihre Kerne stärker färbbar sind als im Zentrum. Bei der geringen Differenzierung der entodermalen und mesodermalen Elemente genügt das, um die Grenze zwischen beiden unsicher zu machen. Zum Teil sind wohl solche Stellen auf eingedrungene Mesodermelemente zurückzuführen, wie Marcinowski ausführt, doch lassen sich nicht alle Bilder auf diese Weise deuten. Denn man findet sie auch, wo keine Berührung mit dem Mesoderm vorliegt, und andererseits sind Uebergangsformen zu unveränderten Zellen häufig. Wir haben somit das Recht, solche Stellen als umgewandelte Entodermbezirke anzusehen und es liegt nichts im Wege, diesen Elementen einen mit denen des abgelösten Mesodermteils gleichen Wert zuzumessen. Es lassen sich die verschmolzenen Partien daher wohl als ein Mesoentoderm bezeichnen.

Die Zusammensetzung der histologisch völlig einheitlichen ventralen Mesodermpartie aus 2 Blättern spricht sich nur darin aus, daß die Innenseite auf einer größeren Ausdehnung zur Bildung des Mesoentoderms hinzugezogen wird, als die Außenseite. Lateral bleiben stets einige Zellen selbständig, die locker gebunden oder auch frei zwischen Ektoderm und dem Mesoentoderm lagern und nach oben in den unverändert gebliebenen mehrschichtigen Teil des mittleren Keimblatts übergehen. Auf diese Weise kommt ein spitzes Auslaufen der Mesodermflügel zustande.

In dem unter dem Druck der Leber gespaltenen Bezirk des Mesoderms sind die Verhältnisse etwas modifiziert insofern, als keine eigentliche Abtrennung von den oberen Teilen stattfindet. Die ventralen Enden der Mesodermflügel schwellen kolbenförmig an, wodurch im eng benachbarten Entoderm eine grubenartige Vertiefung gebildet wird. In diesen kommen die verdickten Enden zu liegen (Fig. 4 a). Die Berührung ist auch hier so

innig, daß man, ohne die vorhergehenden Stadien zu kennen, die mesodermalen Verdickungen leicht für Teile des Entoderms halten könnte.

Kranialwärts hiervon findet kein analoger Vorgang statt. Gleichzeitig mit den eben geschilderten Umwandlungen macht sich im vorderen Teil der Leber eine intensive Zellvermehrung bemerkbar. Infolgedessen wächst die Leber ventral und kranialwärts. Es bildet sich ein kompakter Wulst aus kleinen dunklen



a b

Fig. 5. Schema.

Zellen (Fig. 5a *Lw*), der keilförmig in die Herzgegend vordringt. Er stößt auf den einheitlichen Herzschlauch und spaltet ihn sozusagen in die beiden Vv. omphalo-mesentericae. Diese verlaufen etwas gewunden zu beiden Seiten der Leberanlage und verschmelzen schließlich mit den zuletzt erwähnten kolbenförmigen Mesodermenden, die sich nach vorn allmählich verjüngen (vergl. Brachet).

Das viscerale Blatt des mittleren Keimblatts wird durch den neuentstandenen Leberwulst gespalten und lagert flügelartig zu beiden Seiten der Leberanlage. Das parietale Blatt bleibt unverändert.

Bald tritt eine Wiedervereinigung der gespaltenen Lamelle ein. Einige Schnitte kaudalwärts von der in Fig. 5 a abgebildeten Stelle, wo die Trennung eben stattgefunden hat, sieht man, daß sich von der ventralen Oberfläche der Leber in ihrer ganzen Ausdehnung eine dünne Schicht abgeplatteter, untereinander zusammenhängender Zellen abhebt, die nach oben in die unberührt gebliebenen Mesodermflügel übergeht (Fig. 5 b). Die Zellen liegen

der Leber aufs engste an. Kaudalwärts verschmelzen viscerales und parietales Blatt untereinander; einige Schnitte weiter spaltet sich die einschichtige Lamelle in 2 seitliche Teile und geht, plötzlich verdickt, in die paarige Blutinsel über (Fig. 4a).

Wir haben es hier mit einer sekundären Mesodermbildung durch Abspaltung vom Entoderm zu tun. Daß die Vereinigung der Mesodermflügel nicht durch Auswachsen von beiden Seiten geschieht, beweist der Umstand, daß die neugebildete Schicht von vornherein als eine in ihrer ganzen Ausdehnung zusammenhängende Zellreihe auftritt. Indem nämlich der Leberwulst von hinten kranialwärts vorwächst, geht auch die Vereinigung des gespaltenen

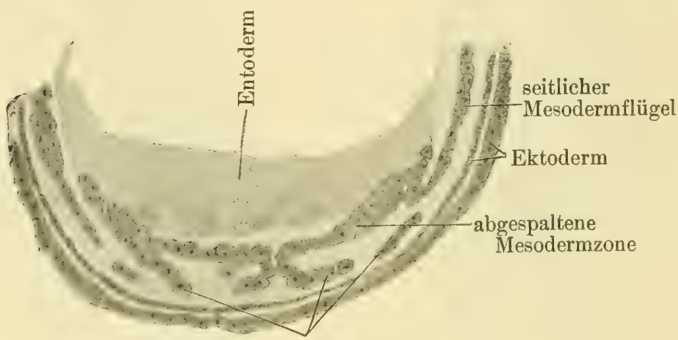


Fig. 6.

mittleren Keimblatts gleichzeitig und in derselben Richtung vor sich. Somit ist die am meisten kranial gelegene Partie zugleich die zuletzt gebildete. Hier hängen jedoch die Enden der neugebildeten seitlichen Flügel in der Mittellinie zusammen.

Auf eine analoge Weise vereinigen sich die Mesodermflügel der hinteren Körpergegend. Ein Unterschied besteht nur darin, daß die neugebildete Lamelle begreiflicherweise von der Oberfläche der verschmolzenen Mesodermpartie gebildet wird (Fig. 6). Etwas undeutlich wird das Bild dadurch, daß die Zellen einzeln oder in kurzen Zügen sich von der Peripherie des Mesoderms ablösen. Ein selbständiges Vorwachsen der Mesodermflügel nach der ventralen Mittellinie spielt wohl auch hier keine Rolle, nach dem gänzlichen Fehlen von längsgerichteten Mitosen in den ventralen Mesodermbezirken zu urteilen.

Dieser Vorgang der sekundären Mesodermbildung ist von großer Bedeutung. Er zeigt, daß die Sonderung des Keims in die einzelnen Keimblätter ohne Einfluß auf das Verhalten der Keim-

blätter bei gleicher Beanspruchung ist. Denn sowohl das mittlere (die Blutinsel) als das innere Keimblatt können die ventrale Verbindungsschicht der Seitenplatten regenerieren. Ganz analog handelt auch der erwachsene Organismus. Man denke bloß an die Neubildung der Linse bei operierten Tritonlarven aus dem Epithel des Irisrandes.

Die eigentliche Mesodermbildung bleibt jedoch primär und sekundär die gleiche. Hier und dort spaltet es sich von der Oberfläche des zentral gelegenen Dotters ab.

Es wandelt sich somit nur im hinteren Teil der Larve das ventrale Mesoderm zur Blutinsel um. Das verschiedene Verhalten des mittleren Keimblatts kaudal und kranial wird einigermaßen begreiflich, wenn man die verschiedene Beschaffenheit der in Frage kommenden Teile berücksichtigt. Kaudal ist es einerseits das einheitliche, erst relativ spät zur Ausbildung kommende Mesodermband und der Dotterdarm, dessen Elemente noch ganz den Charakter primitiver Dotterzellen bewahren. Vorn dagegen haben wir den bereits frühzeitig vorhandenen Teil des mittleren Keimblatts mit einer deutlichen Trennung in parietales und viscerales Blatt. Die darüber liegende Leber ist entsprechend ihrem rapiden Wachstum aus zahlreichen kleinen Zellen zusammengesetzt. Der Zellkörper ist rund oder polygonal, die Dotterkörner sehr klein und dicht gedrängt; Pigmentierung beträchtlich stärker als im Dotterkern; der Kern klein und stark färbbar. Die Elemente zeigen eine große Aehnlichkeit mit denen des Mesoderms.

Diese Verschiedenheiten und ferner die Erscheinung, daß die Blutinsel sekundär eng an den Dotter anlagert, — eine Verbindung, die erst mit der völligen Ausbildung der Blutkörperchen wieder gelöst wird, — machen die Annahme wahrscheinlich, daß es sich bei der Lokalisierung der Blutbildung auf die kaudale Gegend des Larvenkörpers um günstige Ernährungsverhältnisse handelt. Es ist ohne weiteres klar, daß der primitive Dotterdarm mehr unverbrauchtes Nährmaterial besitzt als die verhältnismäßig weit entwickelte Leber [1]). Jedoch kann, wie weiter unten gezeigt werden soll, im Leberparenchym selber eine Blutbildung eintreten, während die Darmwand wenigstens vorwiegend nur mittelbar wirkt.

Der eben geschilderte Prozeß der Ablösung eines Teiles des mittleren Keimblatts ist gewiß nicht ganz leicht zu verstehen.

---

1) Vergl. die interessanten Ausführungen Rückerts in Hertwigs Handbuch, 1906.

Bilder wie die in Fig. 4 dargestellten können leicht die Vorstellung erwecken, als ginge hier der umgekehrte Prozeß vor sich, nämlich eine Abspaltung der untersten Dotterpartie und ihre Verschmelzung mit dem Mesoderm. Bei Durchmusterung einer zusammenhängenden Serienreihe von früheren Entwickelungsstadien erweist sich jedoch eine solche Annahme als unhaltbar. Noch vor Beginn der Delamination bildet das Mesoderm in der ganzen hinteren Körperpartie eine zusammenhängende Lage um den Dotter; somit würde das plötzliche Auftreten einer breiten ventralen Lücke bei annähernd gleichbleibender Stärke des Dotters unerklärlich erscheinen. Ebenso unverständlich wäre die so auffallend verschiedene Stärke des ventralen und dorsalen Mesoderms im Stadium III und IV im Vergleich zu jüngeren Larven.

Es fragt sich, welchen Teilen in den jüngsten Stadien der abgespaltene Mesodermbezirk entsprechen kann. Betrachtet man die unpaare Anlage des Blutzellenstranges, ferner seine Ausdehnung etwa bis zur halben Höhe des Dotters, so fällt im ersten Augenblick die Analogie mit der Anordnung des peristomalen Mesoderms bei Urodelen auf. Es wurde auch in der Tat von Mollier die Behauptung aufgestellt, der ganze ventrale Blutbildungsbezirk, sowohl der unpaare hintere als der paarige vordere, würden vom peristomalen Mesoderm geliefert ohne jegliche Beteiligung des axialen Teiles.

Obgleich Bufo wegen der Dotteranhäufung in den Elementen und der damit in Zusammenhang stehenden unscharfen Sonderung der einzelnen Keimbezirke kein günstiges Objekt für die Entscheidung der Frage darstellt, läßt sich doch mit ziemlicher Sicherheit erweisen, daß diese Behauptung hier nicht zutrifft. Es wurde oben gezeigt, daß das ventrale Mesoderm sich lediglich durch Abspaltung vom Dotter als eine überall gleichstarke Schicht bildet. Wenn die Umgegend des Urmundes einen bildenden Einfluß auf das mittlere Keimblatt ausübt, so kann das nur auf einer kurzen Strecke der Schwanzgegend der Fall sein. Denn die Bildung des mittleren Keimblatts geht von vorn nach hinten vor sich (Stadium 1); somit kann von einer Bildung des peristomalen Mesoderms noch nicht die Rede sein, wenn in der Lebergegend und kaudal davon bereits ein wohlausgebildetes ventrales Mesodermband vorliegt. Auch ist das ventrale Mesoderm mit den dorsal gelegenen Partien seiner Struktur nach völlig analog, so daß auch hier kein Grund zur Trennung vorliegt. Es spricht alles dafür, daß die Unterscheidung eines peristomalen und axialen Meso-

dermteils ohne Bedeutung für das Zustandekommen der Blutinsel ist.

IV. Stadium. 6—9 mm.

Mit dem Ende des Verschmelzungsprozesses fällt meist der Beginn der eigentlichen Blutbildung zusammen. Sie beginnt in der paarigen Blutinsel. In den dem Dotter dicht anliegenden Mesodermenden setzt eine starke Zellvermehrung ein. Diese betrifft nur die mediale Seite; lateral bleiben 1 bis 2 Schichten abgeplatteter Zellen unverändert; sie hängen mit dem dorsalen Mesoderm zusammen (Fig. 7).

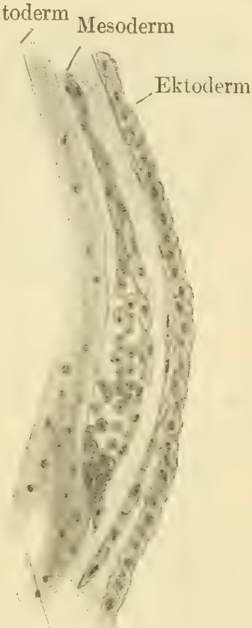


Fig. 7.

Die Dotterplättchen der sich teilenden Zellen werden sehr klein, was eine ganz charakteristische „graue" Färbung zur Folge hat. Auf etwas vorgeschritteneren Stadien beginnen sich die Dotterkörnchen um die einzelnen Zellen zu gruppieren. Die Blutinseln bestehen jetzt aus kugeligen Zellen, die prall mit Dotter gefüllt sind. In der Mitte liegt der kleine stark färbbare Kern.

In der unpaaren Blutinsel wiederholt sich derselbe Prozeß von vorn nach hinten fortschreitend. Am stärksten ist die Blutzellenlage in den lateralen Partien der Blutinsel, ganz ventral verjüngt sie sich und schwindet stellenweise ganz. Die Abgrenzung der Blutinsel vom Entoderm ist unvollkommen. Die unteren Zellen des inneren Keimblatts scheinen mesodermales Aussehen annehmen zu können und die Scheidung der beiden Keimblätter wird dann unmöglich. Stellenweise tritt aber eine feine Grenzspalte auf und aus dem Vergleich der Larvenschnitte läßt sich die Form der Blutinsel herauskonstruieren Nach unten zu grenzt sie an das oft unvollkommene viscerale Mesodermblatt. Das parietale Blatt verläuft kontinuierlich, ohne mit den Blutzellen in Berührung zu kommen. Dorsal verläuft die Grenze in Form einer gewellten Linie (Fig. 8); die einzelnen Einbuchtungen des Entoderms entsprechen späteren Gefäßanlagen. Wie schon öfters beschrieben, kommt die Endothelbildung in der Weise zustande, daß ein Teil der Elemente der Blutinsel sich in die Länge streckt,

abplattet und zu Wandungszellen wird, während die übrigen durch den Strom der periviscerałen Flüssigkeit gelockert und fortgeschwemmt werden.

Wie der ganze Prozeß, schreitet die Gefäßbildung einerseits in cranio-kaudaler, andererseits in dorso-ventraler Richtung fort. Indem zwischen den einzelnen Gefäßen die Darmwand sich in Längskeilen vorschiebt, kommt eine scharfe Trennung der einzelnen Gefäßanlagen zustande.

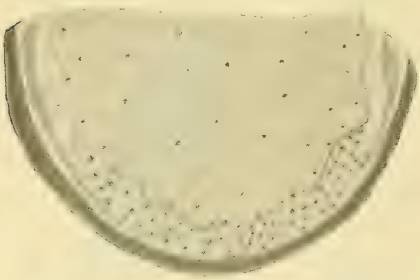


Fig. 8. Aus 2 Schnitten kombiniert.

Bei Larven von 9 mm ist der Prozeß beendet. Von der Leber bis zum Schwanzende ist der Darm von einem dichten Gefäßnetz umsponnen. Die Wandung der Gefäße ist, wie MARCINOWSKI ausführt, noch vielfach lückenhaft; daher sieht man Blutkörperchen in großer Anzahl zwischen den Körpergeweben in Wanderung begriffen. Namentlich in der Umgegend der Chorda sind die Wanderzellen sehr häufig.

Von großem Interesse ist die Frage, ob auch das innere Keimblatt an der Blutbildung teilnimmt. BRACHET sagt: .... il me paraît tout à fait invraisemblable que l'hypoblaste, qui depuis longtemps n'a plus que des rapports de contiguité avec le mésoblaste, rentre en scène à un moment donné pour ne fournir en somme qu' une partie relativement faible des futures cellules rouges du sang.

Ich muß gestehen, daß ich meinen Präparaten eine so klare Ueberzeugung nicht abgewinnen konnte. Wenn auch die meisten Stellen, wo die Blutinsel ins Entoderm überzugehen schien, auf Schrägschnitte zurückzuführen sind, so ist doch das innere Keimblatt sowohl an der Grenze mit der Blutinsel als auch lateral, wo keine Berührung mit dem Mesoderm stattfindet, entschieden kernreicher als in seinen zentralen Teilen. Die Abgrenzung der Blutinsel ist so unsicher, die Zellen des darüber liegenden Darmentoderms so locker gelegen, daß mir eine Ablösung von Entodermzellen und ihr Fortschwemmen im allgemeinen Blutstrom nicht unwahrscheinlich erscheint. Das ist auch die Meinung MOLLIERS: Man darf die Annahme eines sekundären Zuschusses von Zellmaterial von seiten des Entoderms zum meso-

dermalen Zellstrang nur in engen Grenzen gelten lassen, aber andererseits nicht zurückweisen.“ Phylogenetisch läßt sich diese Auffassung wohl rechtfertigen. Bei den Cyclostomen und teilweise bei den Selachiern ist die Blutbildung im Entoderm lokalisiert. Bei den höheren Tierklassen wird sie ins mittlere Keimblatt verlegt. Es ließen sich also die Amphibien als eine Zwischenstufe auffassen, bei der das Blut vorwiegend aus dem Mesoderm, zum geringen Teil aber noch aus dem Entoderm entstünde. Schon Schwink und Ziegler haben analoge Ansichten geäußert. Wir sahen, daß, noch nachdem sich das Mesoderm vom Entoderm abgespaltet hat, vereinzelte Dotterzellen zum Mesoderm übergehen können (Fig. 2). Eine Fortsetzung dieses Prozesses läge bei der Umbildung von Entodermzellen zu Blutzellen vor.

Sind es bloß Blutzellen, die man als Wanderzellen antrifft? Für jüngere Stadien (4—6 Somiten) schildert Marcinowski eine Auswanderung von Zellen aus Meso- und Ektoderm, die zu Endothelzellen werden sollen. Bei dem hier in Frage kommenden Alter hat das Ektoderm keine Beteiligung an der Bildung von Wanderzellen. Bei mehreren Serien, die mit starker Vergrößerung untersucht wurden, war das Ektoderm durchweg aus 2 Reihen scharf begrenzter, pigmentierter, kaum dotterhaltiger Zellen gebildet. Nur fleckenweise traten einzelne Elemente auf, deren Leib im Gegensatz zur Umgebung prall mit großen Dotterplättchen gefüllt war. Die innere Oberfläche war eben, scharf konturiert; äußerst selten ragten einzelne Zellen über das allgemeine Niveau heraus.

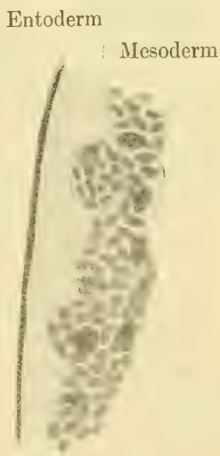


Fig. 9.

Nicht so das Mesoderm. In den dorsalen, mehrschichtig gebliebenen Partien sind Auswanderungsbilder keineswegs selten (Fig. 9). Das Sklerotom und der obere Teil der Seitenplatten sind die Hauptquelle dieser Zellen. Aus dem lockeren Verband sieht man Elemente austreten; sie liegen vermengt mit den äußerst ähnlichen Blutzellen. Bald verlieren die Zellen ihre runde Form es treten Fortsätze auf, die sich untereinander verbinden. Es geht eine Umwandlung in embryonales Bindegewebe vor sich, wie sie schon von Hertwig, Maurer, Rabl, Schwink u. a. wiederholt geschildert wurde.

Nach der Abspaltung der Blutinsel nehmen die ventralen Mesodermlamellen keinen Anteil an der Bildung von Wanderzellen. Das viscerale Blatt besteht aus 2—3 durch Fortsätze verbundenen Zellreihen. Die Zellen sind meist platt, langgestreckt. Es liegt dem Dotterdarm eng an und umgrenzt von außen die Vv. vitellinae. Vom parietalen Blatt ist es durch eine breite Lücke getrennt.

Es liegt keine Möglichkeit vor, zu entscheiden, ob an der Bildung des Bindegewebes auch Wanderzellen teilnehmen, die der Blutinsel entstammen, infolge der vollkommenen Uebereinstimmung dieser Elemente mit den Abkömmlingen der Seitenplatten.

Ebenso schwierig ist es, die Herkunft der Blutzellen in dem sich um diese Zeit bildenden Glomerulus zu bestimmen. Felix findet für Salmoniden, daß sich sowohl die Wandzellen als die Blutkörperchen loco, wahrscheinlich aus Splanchnopleuralelementen angelegt werden. Auch hier ist die Entstehungsweise analog. Der Glomerulus bildet sich aus einer besonderen Zellgruppe, die unterhalb des Sklerotoms, am obersten Ende des visceralen Blattes der Seitenplatte liegt und allem Anschein nach zu ihr gehört. Ein Teil der Zellen streckt sich in die Länge und bildet die Wandung des Glomerulus; sie stehen in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem embryonalen Bindegewebe der Chordagegend. Ein Teil der Blutkörperchen bildet sich wohl sicher aus den Elementen der Anlage; jedoch kann eine Beteiligung der in großer Zahl umherliegenden Wanderzellen nicht mit Entschiedenheit in Abrede gestellt werden. Jedenfalls stammen sie nicht aus der Aorta, da diese erst angelegt wird und noch der Blutkörperchen entbehrt. Eine analoge Schilderung gibt Marcinowski; doch läßt dieser Autor die basale Partie des Sklerotoms als Mutterboden für die Wandungszellen des Glomerulus tätig sein. Bei der durch Dotterreichtum bedingten undeutlichen Abgrenzung der sich unmittelbar berührenden gleichartigen Mesodermpartien sind derartige nebensächliche Widersprüche wohl begreiflich.

Das Hauptergebnis des bisher Gesagten lautet: die zuerst auftretenden Blutkörperchen von Bufo sind mesodermalen Ursprungs. Damit stehen die Befunde von Greil, Brachet (Rana) und Marcinowski und Mollier (Urodelen) in Einklang. Es ist hier auf einen Widerspruch in den sonst gut übereinstimmenden Untersuchungen Mollier an Bufo cinereus (vulgaris) und den meinen hinzuweisen. Wie in der Literaturübersicht erwähnt, gibt

Mollier an, daß die ventrale Mesodermpartie von Anfang an mit dem Dotter in Zusammenhang bleibt, bis sie sich in Blut und Gefäße umgewandelt hat. Daraus schließt Mollier, daß bei Anuren die Blutbildung vom histogenetischen Standpunkte eine vorwiegend entodermale ist. Da meine Bilder außerordentlich klar sind, so kann ich diesen Widerspruch nur so erklären, daß Mollier ältere Entwickelungsstadien vor Augen gehabt hat, wo der Uebergang des ventralen Mesoderms zum Entoderm bereits vollzogen ist, was ja relativ früh geschieht. Dahin deuten auch die Abbildungen 752 und noch mehr 753. Wie auch die Unterschrift lautet, beziehen sie sich auf den Beginn der Zirkulation.

Der Gegensatz zu den Auffassungen älterer Autoren, wie Goette, Schwink u. a. wird leicht verständlich, wenn man den Entwickelungsgang der Blutbildung verfolgt. Hat man, wie es bei früheren Untersuchungen wohl der Fall war, als Ausgangspunkt erst jenes Stadium vor sich, wo die Ablösung des Blutzellenstrangs vom Mesoderm bereits vollzogen ist, so erscheint zweifellos, daß das Blut durch Umbildung der ventralen Dotterpartien entsteht. Denn die sekundäre Verbindung der Blutinsel mit dem Entoderm ist so innig, daß man einen durchaus einheitlichen Dotterkern zu sehen glaubt. Dazu kommt, daß die sekundär entstandenen ventralen Mesodermlamellen aus einer Schicht platter, langgezogener Zellen bestehen. Wie Marcinowski bemerkt, ist die Aehnlichkeit der Blutinsel mit Darmwandzellen in der Tat bedeutend größer, als mit diesen Elementen der Seitenplatten.

Die Auffassung muß sich ändern, wenn man die vorausgegangenen Stadien mit berücksichtigt. Der Gegensatz ist jedoch nicht so stark, wie es vielleicht erscheinen mag. Zum allergrößten Teil bildet sich das Mesoderm der Anuren durch Abspaltung vom zentralen Dotter, ist somit „entodermaler“ Herkunft. Diese nahe Verwandtheit erklärt es ja auch, wie die Blutkörperchen in geringem Maße aus den äußersten Teilen des Entoderms entstehen können. Ferner nimmt, wie gleich gezeigt werden soll, auch die rein entodermale Leberanlage an der Blutbildung Teil.

Mesodermal ist die Blutanlage bei Säugetieren, Sauropsiden, Amphibien, Dipneusten und Teleostiern. Bei den Selachiern stammt das Blut zum Teil von mittleren, zum Teil vom inneren Keimblatt ab. Endlich ist bei Cyclostomen die Anlage rein ento-

dermal [1]). Aber auch bei den erstgenannten Tierklassen sind weitgehende Unterschiede vorhanden; man vergleiche etwa die Blutbildung der Teleostier mit der der primären Holoblastier. Da man nun nicht annehmen kann, daß bei dem so einheitlichen Wirbeltiertypus die Blutbildung auf prinzipiell verschiedenen Wegen vor sich gehen sollte, so bleibt angesichts der tatsächlich vorhandenen Verschiedenheiten nur der eine Ausweg möglich, daß die übliche Unterscheidung in mesodermale und entodermale Blutanlage nur nebensächliche Umstände in Betracht zieht.

Besonders deutlich tritt die Gleichwertigkeit der Keimblätter bei Betrachtung der Blutbildung in der Leber zutage.

Die Entstehung des Gefäßnetzes der Leber wird in der Literatur meist nur kurz behandelt. Nach der einen Ansicht sollen Gefäßsprosse aus den anliegenden Venen in die kompakte Anlage hineinwachsen, wodurch das Doppelnetz von anastomisierenden Gefäßen und Tratekeln gebildet wird, nach der anderen dringen umgekehrt Zellstränge von der Leber in die Venenlumina ein. Wie Hammar mit Recht bemerkt, werden meistens sowohl Leberzellen als Gefäßwände an dem Vorgang beteiligt sein [2]).

Während im hinteren Körperbezirk die Blutbildung in der mesodermalen Blutinsel vor sich geht, findet ein entsprechender Vorgang in der Leber statt. Diese hat sich in ihrem vorderen Teil durch eine tiefe Furche vom Darm abgesetzt und bleibt nur nach hinten in der Gegend des späteren Gallengangs mit ihm in kontinuierlicher Verbindung. Zugleich findet eine Umlagerung der Organe statt, so daß der kaudale Leberbezirk vom Darm rechterseits und ventral umfaßt wird. Nach hinten tritt die Leber unmittelbar mit dem Pankreas in Berührung, das sich bereits in seiner ganzen Ausdehnung vom Darm abgesetzt hat.

Zwischen Darm und Leber ihr eng anliegend liegt das Endstück der V. cava inf. Nahe der Mündung des Gallengangs münden in sie die beiden Vv. omphalo-mesentericae. Sie verlaufen von hinten und ventral in der Richtung dorsal und kranialwärts und zerfallen an der Uebergangsstelle der Leberanlage in den Darm in ein Netz der kleinen Vv. vitellinae.

Wie wiederholt festgestellt wurde, bildet sich die endotheliale Anlage der großen Herzwenen unabhängig von der Blutinsel und

1) Vergl. neben der schon angeführten Literatur Hertwigs Hdb. d. Entwickelungsgeschichte Bd. I, Teil I, 2. Hälfte.

2) Bei den Reptilien wird die Leber in Form von getrennten Zellsträngen angelegt, zwischen die die Gefäßsprosse einwachsen.

noch bevor die ersten Blutkörperchen in Zirkulation eintreten. Sie liegen als leere unscheinbare Gebilde dem inneren Keimblatt an, von außen vom Mesoderm umgrenzt.

Durch den eindringenden Blutstrom werden die Gefäße stark ausgeweitet. Sie üben einen Druck auf das innere Keimblatt aus, wodurch Rinnen entstehen, in denen die Venen eingelagert sind. Im Verlauf der weiteren Entwickelung werden sie infolge des gegenseitigen Wachstums vom Leberparenchym allseitig umschlossen. (Vgl. Fig. 3.)

Von den großen Venen aus beginnt die Vaskularisierung der Leber. Zuerst treten Gefäße auf an der Peripherie des Organs,

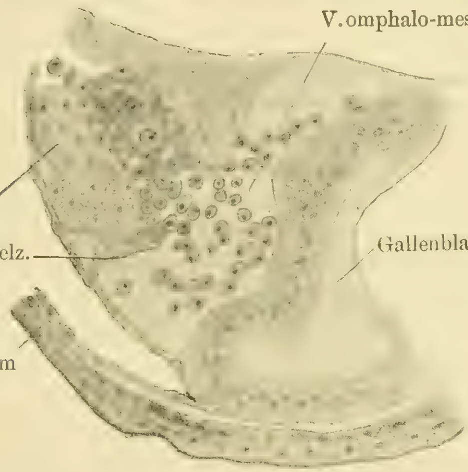


Fig. 10. Etwas schematisiert.

die zentrale Masse bleibt am längsten im primitiven Zustand. Im allgemeinen schreitet die Gefäßbildung in der Richtung craniokaudalwärts, relativ lange bleibt der vorderste im Wachstum begriffene Teil gefäßlos.

Bei Larven von 6—7 mm besteht die Leber aus ziemlich dicht gelagerten, kleinen Zellen. Die Zellgrenzen sind undeutlich. Ihre Form ist rund bis polygonal, Dotterkörner klein, der Kern stärker färbbar als in den primitiven Dotterdarmzellen. Die Elemente sind noch vollkommen gleichartig, wenn auch unter dem allseitigen Druck einzelne eine abweichende Form erhalten. Die kaudalwärts anstoßende Blutinsel steht mit dem Leberparenchym in keiner näheren Beziehung. Es gelingt nicht, das Vorhandensein von ausgebildeten Blutkörperchen in der Masse der Leberzellen festzustellen.

Die geschilderte Struktur erfährt nun auf bestimmten Bezirken, die den Bahnen der zukünftigen Gefäße entsprechen, eine Veränderung. Im Anschluß an die Wandung der großen Venen lockert sich das Leberparenchym. Die Zellen bekommen schärfere Konturen, indem sie sich abrunden und zugleich kleiner werden; ihre Dotterkörner gruppieren sich eng um die Kerne. Diese sind anfangs von den Kernen der Leberzellen nicht zu unterscheiden, erhalten aber allmählich kleinere Dimensionen und färben sich bedeutend schärfer. Es geht eine Umwandlung der Parenchymzellen in Blutzellen vor sich.

Auch die Abgrenzung von dem unverändert gebliebenen Leberparenchym ist anfangs unscharf, da die umgewandelten Zellen in die Wandzellen direkt übergehen. Indem jedoch ein Teil der peripheren Elemente zu abgeplatteten, langgestreckten Gebilden wird, kommt eine endotheliale Auskleidung des neuen Gefäßes zustande.

Durch den Strom der Blutflüssigkeit werden die neugebildeten Blutzellen in die großen Gefäße abgeführt. Es bildet sich auf diese Weise ein dichtes Netz von untereinander kommunizierenden Gefäßbahnen. Ihre Weite ist sehr verschieden je nach der Menge des unverändert gebliebenen Gewebes, dem sie sich unmittelbar anfügen. Erschwert wird die Untersuchung namentlich durch den außerordentlich gewundenen Verlauf der Gefäße.

In den unverändert gebliebenen Parenchymbalken ordnen sich die Zellen peripher an; bei Larven von 4—5 mm Mundafterlänge ist schon die typische Struktur der Leberzellen erkennbar. Im Querschnitt besteht jeder Balken aus 5—6 polygonalen Zellen, die einen zentralen Hohlraum umschließen.

Neben dem geschilderten Vorgang der Gefäßbildung findet auch ein Eindringen von Leberparenchym in die Lumina der großen Venen statt. Es ist unschwer zu bemerken, daß die zu Beginn der Gefäßbildung sehr breiten Vv. omphalo-mesentericae schließlich beinahe gänzlich schwinden, indem sie im Netz der Lebergefäße aufgehen. Durch den Strom des Blutes werden die Lumina der kleinen Gefäße ausgeweitet und das umgrenzende Gewebe wird nach den lacunenartigen Bluträumen der Vv. omphalo-mesentericae gedrängt. Bei dem späteren Wachstum des Organs kann man leicht verfolgen, wie die Leberbalken und die großen Gefäße einander an der Peripherie gegenseitig durchwachsen.

Das Eindringen von Bindegewebe, wie es in allen anderen Drüsen schon früh eintritt, bleibt hier sehr lange aus. Bei dem

in Frage kommenden Stadium verläuft das viscerale Mesoderm allerdings in sehr naher Berührung mit dem Organ, ohne daß man jedoch irgendwo eine namhafte Durchsetzung des Entoderms mit mesodermalen Elementen feststellen könnte. Erst bei Larven von 4,5 mm Mundafterlänge tritt in der Umgebung des Gallengangs Bindegewebe auf. Damit in Zusammenhang steht die auch ausgebildeten Lebergefäßen der Anuren eigentümliche Spärlichkeit der Endothelzellen. SHORE leugnet das Vorhandensein von Endothel in den Lebergefäßen gänzlich: „The liver lacunae have no walls". In der Tat ist die Gefäßwand anfangs nichts weniger als vollständig; der Inhalt der Gefäße steht in unmittelbarer Berührung mit den Leberbalken. Doch finde ich unzweifelhafte abgeplattete Wandzellen, wenn auch in größeren Zwischenräumen, selbst in den jüngsten Gefäßen. Bei älteren Gefäßen wächst ihre Anzahl und es kommt schließlich eine völlig kontinuierliche Endothelauskleidung zustande.

Soweit ich sehen kann, verhält sich die Wandung der Vv. cava und omphalo-mesentericae bei der ersten Vaskularisierung der Leber völlig passiv. Daß die Gefäße nicht etwa durch Auswachsen von der Endothelwand der Venen in das Parenchym eindringen, erhält schon aus der Ueberlegung, daß letztenfalls durch die vielen Gefäße ein Auseinanderdrängen der Elemente und somit ein enormes Auswachsen des Organs erfolgen müßte. Vergleichende Messungen ergaben jedoch, daß dieses nicht der Fall ist. Kurz vor Beginn und nach Beendigung der Gefäßbildung erstreckt sich die Leber auf dieselben 50—60 Schnitte (7,5 μ). Ebensowenig ändert sich der Querdurchmesser. Da auch die Venenwandung nur sehr locker und unvollkommen gefügt ist, so kommt die Verbindung mit dem Lumen der neugebildeten Gefäße ohne weiteres zustande.

Ein anderes Moment liegt in der außerordentlich spärlichen Endothelauskleidung der Lebergefäße. Es ist nicht wohl anzunehmen, daß hier der gewöhnliche Modus der Gefäßbildung vorliegt, bei dem das Hauptgewicht im Vordringen eines Endothelkeils liegt. Wie eben erwähnt findet eine unmittelbare Berührung zwischen Gefäßinhalt und dem Leberparenchym statt. Nimmt man an, daß das neue Gefäß etwa durch lokal verstärkten Druck der Blutflüssigkeit entsteht, so ist klar, daß die locker gelegenen Dotterzellen sehr leicht in den Flüssigkeitsstrom hineingerissen werden können.

Eine mit der vorliegenden in den Gründzügen übereinstimmende Schilderung geben HOWELL, KUBORN, für Säuger.

Speziell für Anuren findet sich eine ähnliche Beschreibung bei Nusbaum. (Vergl. Literaturübersicht.)

Es lag der Gedanke nahe, auch im benachbarten Pankreas, dessen Entstehungsweise analog ist, den gleichen Prozeß vorfinden zu müssen. Es hat sich aber dies nicht bestätigt. Mit der Sonderung des Pankreas vom Darmdotter beginnt im Organ eine außerordentlich intensive Zellproliferation. Dadurch erhalten die Zellen auffallend kleine Dimensionen, was neben dem großen Kernreichtum das Pankreas von der Leber unterscheidet. Die undeutlich abgegrenzten Zellen liegen dicht aneinander; von einer Lockerung des Parenchyms war hier nichts zu sehen. Im Gegensatz zur Leber dringen die Gefäße in die Anlage in Begleitung von Bindegewebe ein. Während in der Leber eine Lappenbildung erst spät bei Larven von 4—5 Mundafterlänge eintritt, dringen hier die feinen Septa in die noch undifferenzierte Anlage ein und trennen sie in die einzelnen Lobuli. Ueberall, wo ich im Pankreas Gefäße vorfand, war auch eine relativ dichte Endothelauskleidung vorhanden. Ich muß daher eine Umwandlung der Pankreaszellen zu Blutelementen, wie es in der Leber der Fall, in Abrede stellen.

Die Leber der Anuren hat somit in frühen Entwickelungsstufen eine ausgesprochene blutbildende Funktion. Blut- und Endothelzellen bilden sich aus den eigentlichen Elementen der Leberanlage. Im entwickelten Organ findet ein solcher Vorgang nicht mehr statt, wie in einer späteren Abhandlung gezeigt werden soll. Die bekannte Tatsache „die embryonale Leber — ein blutbildendes Organ", erklärt sich durch eine reichliche Vermehrung von eingewanderten Zellen, die in den Bluträumen der Leber günstige Fortpflanzungsverhältnisse vorfinden.

In histogenetischer Beziehung stimmt die Blutbildung in der Leber vollkommen überein mit der medioventral gelegenen Blutinsel. Wir stehen somit vor dem Ergebnis, daß die Blutzellen zum Teil entodermaler, zum Teil mesodermaler Natur sein können. Es ist kein Grund vorhanden, eine Verschiedenheit beider Zellarten zu behaupten.

Die verschiedene Abstammung erklärt sich, wenn man berücksichtigt, daß das ventrale Mesoderm des hinteren Körperendes sich durch Abspaltung vom zentralen Dotter bildet, somit in letzter Linie entodermaler Herkunft, gleicher Natur mit dem Dotterparenchym der Leber ist. Ein Vergleich der Elemente der

Leberanlage mit denen des darüber liegenden Darmentoblast[1]) führt die vollkommene Gleichheit dieser Zellen vor Augen. Andererseits haben die Leberzellen, wie oben erwähnt, viel Aehnlichkeit mit Mesodermzellen. In der Tat sehen wir auch, daß Leber und Mesoderm sich in ganz gleicher Weise an der Blutbildung beteiligen. Wahrscheinlich ist solche Tätigkeit, wenn auch in geringerem Grade, dem Darm eigen.

Wir haben gesehen, daß auch eine Neubildung des mittleren Keimblatts sowohl von diesem als auch vom wohl differenzierten inneren ausgehen kann. Diese Verschiedenheiten, wie ferner die Erscheinung, daß in verschiedenen Klassen der Wirbeltiere die sonst ganz analog verlaufende Blutbildung bald vom Entoderm, bald vom Mesoderm ausgeht, zeigen immer wieder, daß der bloßen Sonderung des Keimes in die einzelnen Keimblätter für die Entstehung der verschiedenen Gewebe keine entscheidende Bedeutung zuzumessen ist. BRACHETS Annahme: „qu'il existe chez les Téléostiens et chez la grenouille dans l'ensemble du mésoblaste une portion vasculaire-sanguine toute aussi nette, toute aussi délimitée à tendances aussi spécifiquement caracterisées, qu'il existe une portion néphrogène, génitale, sclérotomiale", — ist auf Grund der neuen Ergebnisse unhaltbar geworden. MARCINOWSKI hat schon früher nachgewiesen, daß die Endothelauskleidung der Körpergefäße selbständig entsteht. Auch in bezug auf die Blutkörperchen trifft diese Annahme nur für die ventromediale Blutinsel zu, nicht dagegen für die Leber, wo die Blutbildung gleichsam als eine Begleiterscheinung der Vaskularisierung des Organs auftritt.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. MAURER spreche ich meinen ergebensten Dank aus für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes und die wertvolle Unterstützung im Verlauf dieser Untersuchungen. Auch den Herren Proff. H. EGGELING und W. LUBOSCH bin ich verbunden für das Interesse, das sie der Arbeit entgegengebracht haben.

---

1) Ich gebrauche die Bezeichnung Darmentoblast im Sinne SCHWINKS, der damit den vorderen Teil des Darmrohrs im Gegensatz zum primitiven Dotterentoblast — dem kaudalen Abschnitt — bezeichnet. Der Darmentoblast ist in der Gestaltung seiner Zellen weiter differenziert, wenn seine Wandung auch noch mehrschichtig und die Zellen meist unregelmäßig gelagert sind.

Literaturverzeichnis.

1) BRACHET. Recherches sur le developpement du coeur, des premiers vaisseaux et du sang chez les amphibiens urodèles (Triton alpestris). Arch. d'Anat. microsc., T. II, 1898.
2) — Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Arch. de Biol., T. XIX, 1903.
3) Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens Urodèles et Anoures. Ibidem.
4) FELIX, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte I, Bd, VIII, 1897.
5) GOETTE, Entwickelungsgeschichte der Unke, 1875.
6) GREIL, Ueber die erste Anlage der Gefäße und des Blutes bei Holo- und Meroblastiern (speziell bei Ceratodus Forsteri). Ergänzungsheft zu Bd. XXXII des Anat. Anz., 1908.
7) HAMMAR, Ueber einige Hauptzüge der ersten embryonlen Leberentwickelung. Anat. Anz., Bd. XIII, 1897.
8) HOWELL, The Life History of the Formed Elements of the blood especially the red blood corpuscles. Journ. of Morph., Vol. IV, 1891.
9) KUBORN, Du developpement des vaisseaux et du sang dans la foce de l'embryon. Anat. Anz., 1890.
10) MARCINOWSKI, Zur Entstehung der Gefäßentothelien und des Blutes bei Amphibien. Jen. Zeitschr., Bd. XLI, 1906.
11) MAURER, Die Entstehung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.
12) MOLLIER, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Herausg. v. O. HERTWIG, Bd. I, 1. Teil, 2. Hälfte.
13) NUSBAUM, J., Beitrag zur Kenntnis der Entwickelung der ersten embryonalen Leberplatte und deren Blutkörperchen bei Anuren. Biol. Centralbl., Bd. XIII, 1893.
14) RÜCKERT s. MOLLIER.
15) SCHWINK, Untersuchungen über die Entwickelung des Endothels und der Blutkörperchen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Heft 17, 1891.
16) SHORE, Notes of the origin of the Liver. Journ. of the Anatomy and Physiology, Vol. XXV, 1891.
17) ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. IV, 1889.
18) — Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Jena 1902.

Aktinienstudien.

I. Polyparium ambulans.

Von

Dr. Ferdinand Pax,

Assistenten am Kgl. Zoologischen Institute der Universität Breslau.

Hierzu Tafel 27 und 3 Figuren im Text.

Im Jahre 1886 beschrieb Korotneff im „Zoologischen Anzeiger" ein merkwürdiges, 7 cm langes und 1½ cm breites Gebilde, das er im indoaustralischen Mittelmeere zwischen Borneo und Sumatra westlich der Insel Billiton gefunden hatte und dem er den Namen *Polyparium ambulans*[1]) beilegte. Wie die nähere Betrachtung zeigte, handelte es sich um einen bandförmigen, in Spiralwindungen aufgerollten Körper, dessen obere Fläche ganz von kegelförmigen Erhebungen bedeckt war. Korotneff deutete ihn als Anthozoenkolonie und die kegelförmigen Erhebungen als Polypen. Diese vermeintlichen Polypen zeigten eine Anordnung in Querreihen und besaßen eine terminale Oeffnung, die nur den kleinsten Individuen fehlte. Die letzteren bezeichnete Korotneff deshalb als Knospen. Allen Polypen gemeinsam war der Mangel von Schlundrohr und Tentakeln. Die untere Fläche des *Polyparium* trug regelmäßig angeordnete Saugnäpfe, die eine lokomotorische Funktion besaßen, und war somit als Kriechsohle anzusprechen. „Wie war ich erstaunt", schreibt Korotneff, „als ich bemerkte, daß die Kolonie fähig war, den Platz zu verlassen und leise an kleinen Steinen auf- und abkletterte. Die Fortbewegungen vollziehen sich gerade in der Art, wie es bei *Cristatella* vorkommt." Dem merkwürdigen

---

1) Der Name *Polyparium* ist nicht gerade glücklich gewählt, weil der Pluralis dieses Substantivums bereits anderweitig Verwendung gefunden hat. So nennt Hogg die Zoophyten *Polyparia*, während die Paläontologen dieselbe Bezeichnung vielfach auf Schwämme, Korallen und Bryozoen anwenden, z. B. noch Römer in seiner „Beschreibung der norddeutschen tertiären Polyparien" (1863).

äußeren Aussehen entsprach eine ebenso eigentümliche innere Struktur. Die Polypen zeigten keinerlei Andeutung von Septen, vielmehr war ihre innere Fläche völlig glatt. Das hohle Innere der Kolonie war dagegen durch quer zur Längsachse verlaufende Scheidewände in eine Anzahl innerer Segmente zerlegt. Je zwei Segmente waren paarweise miteinander vereinigt und schlossen zwischen sich ein Lumen ein, das nach oben und außen in die Polypen mündete. In seinem histologischen Bau stimmte dieser rätselhafte Organismus bis auf die feinsten Einzelheiten mit einer Aktinie überein.

1887 gab KOROTNEFF eine genauere anatomische Beschreibung von *Polyparium ambulans*, der er außerdem eine in Fig. 1 von mir nochmals reproduzierte Abbildung beifügte. Als die auffälligsten Merkmale des *Polyparium* bezeichnete er selbst: 1) Abwesenheit der Tentakel, 2) Vorkommen verschiedener Mundkegel, die in eine gemeinschaftliche Höhle führen, ohne dabei ein Schlundrohr zu besitzen, 3) Abwesenheit radialer Septen und 4) Vorkommen der ganz eigentümlichen Scheidewände, die den Körper des *Polyparium* in Segmente teilen. KOROTNEFF erblickte also in ***Polyparium ambulans*** einen morphologisch ganz isoliert dastehenden Cölenteratentypus, der den histologischen Bau einer Aktinie besitzt. Die tiefgreifenden Veränderungen in der Organisation, durch die sich *Polyparium* von allen übrigen Cölenteraten scheinbar unterscheidet, suchte er im wesentlichen als Anpassungserscheinungen an die kriechende Lebensweise zu erklären. Sie war es vor allem, die eine radialsymmetrische Anthozoenform in das bilateralsymmetrische *Polyparium* verwandelt hatte.

Die Beschreibung dieses eigenartigen Organismus erregte berechtigtes Aufsehen, und, obwohl nach KOROTNEFF das einzige vorhandene Exemplar nicht mehr untersucht worden ist, wurden sehr bald die verschiedensten Deutungen veröffentlicht.

Der Ansicht KOROTNEFFS, daß es sich um eine Anthozoenkolonie handele, schloß sich nur PERRIER (1888) an. Dieser Forscher hatte schon in seinem 1880 erschienenen Werke „Les colonies animales et la formation des organismes“ die Auffassung vertreten, jeder Anthozoenpolyp sei eine Tierkolonie mit weitgehender Arbeitsteilung. „Nous avons montré qu'en réalité, de même que la fleur n'est qu'un assemblage de feuilles modifiées, le polype coralliaire n'est, comme la fleur à laquelle il ressemble, qu'un assemblage de polypes plus simples, de polypes hydraires étroite-

ment soudés et formant une association dans laquelle les associés se sont partagé les rôles.“ Naturgemäß mußte ihm die Auffindung des *Polyparium* gewissermaßen als eine Bestätigung seiner Theorie erscheinen. Bildete es doch seiner Meinung nach einen ausgezeichneten Uebergang von den meisten Flachwasseraktinien, bei denen zahlreiche Polypen zu Tentakeln umgebildet waren, zu jenen eigentümlichen, von HERTWIG (1882) beschriebenen [1]) Tiefseeformen, bei denen einzelne Polypen, die sogenannten Stomidien, noch als Mundöffnungen fungierten. Die Anordnung der Polypen in transversalen Reihen ist nach PERRIER durch die Lokomotion bedingt.

Alle übrigen Forscher erblicken in *Polyparium ambulans* ein einzelnes Tier. So machte HAACKE (1888) den Versuch, *Polyparium* aus einer bilateralsymmetrischen Anthozoenform abzuleiten, indem er annahm, eine auf dem Querschnitte nahezu kreisförmige Anthozoenform hätte sich bedeutend in die Breite, also senkrecht zu ihrer Symmetrieebene ausgedehnt. „Lassen wir dann Schlundrohr und Mundöffnung verschwinden, die Tentakeln sich verkürzen und weite terminale Oeffnungen, wie bei vielen Tiefseeaktinien bekommen; lassen wir endlich an der Fußscheibe eine Anzahl Saugnäpfe auftreten, so haben wir die äußere Form des *Polyparium ambulans*, wie sie von KOROTNEFF beschrieben worden ist.“ Das Fehlen des Mundes und die Umbildung der Tentakeln deutet HAACKE als Produkt der Naturzüchtung. Einem in Spiralwindungen sich fortbewegenden Körper konnte ein Mund nichts nützen, an seine Stelle seien eine Anzahl physiologischer Mundöffnungen getreten. Die Rückbildung von Mund und Schlundrohr hätte dann eine Verschmelzung der gegenüberliegenden Septen und damit auch eine völlige Verschiebung der Septenmuskulatur zur Folge gehabt. So wäre es zu erklären, daß die ehemaligen Längsmuskeln am *Polyparium* parallel der Fußsohle, die Quermuskeln dagegen senkrecht dazu verlaufen.

Dieser Auffassung HAACKES haben sich neuerdings DELAGE und HÉROUARD in ihrem „Traité de zoologie concrète“ (1901) angeschlossen. Freilich fügen sie mit vollem Rechte hinzu: „Une observation à faire pourrait permettre de vérifier cette théorie: si elle est vraie, on doit trouver au milieu du corps une loge représentant la fusion des deux directrices et que l'on reconnaîtra

1) Die Auffassung HERTWIGS, daß bei gewissen Tiefseeaktinien eine Reduktion der Tentakel stattgefunden habe, ist inzwischen von CARLGREN (1899) widerlegt worden. In allen Fällen handelte es sich um Aktinien mit abschnürbaren Tentakeln.

à ce que ses cloisons auront leurs muscles saillants sur la face interloculaire.“ Wir kommen auf diese Bemerkung noch zurück.

Einen wesentlich anderen Standpunkt in der Frage nach der morphologischen Deutung des *Polyparium ambulans* nahm EHLERS (1887) ein. Er hielt die Form für eine tentakeltragende, aber mundlose Aktinie, indem er die auf dem Körper des *Polyparium* sich erhebenden Kegel als Tentakel deutete. Vor allem aber lenkte er die Aufmerksamkeit auf die von KOROTNEFF übersehene asymmetrische Ausbildung der beiden Seitenränder des *Polyparium*. EHLERS denkt sich die Entstehung so, daß eine Aktinie mit zentralem Munde und vollem Tentakelkranze eine Teilung erfahren hat, „durch welche am Seitenumfange der Mundöffnung ein Stück des Polypenkörpers abgetrennt wurde.“ Erfolgte nun eine Verwachsung der Bruchränder, „so ergab das die Form eines Polypen ohne zentralen Gastralraum, mit einem von Septen quer gekammerten Binnenraum, und zugleich mit zwei ungleichen Randstrecken, von welchen die eine ursprünglich adoral war, die andere dagegen aboral und ein Abschnitt des anfänglichen Mauerblattes“. Nach der Ansicht von EHLERS stellt *Polyparium ambulans* ein vielleicht durch äußere Eingriffe abgelöstes Teilstück einer Tiefseeaktinie dar, das, vom ursprünglichen Standorte verschlagen, in paranomaler Entwickelung unter den Verhältnissen des Lebens im Flachwasser zu der Bandform ausgewachsen ist und sich wahrscheinlich ungeschlechtlich fortpflanzt.

An die Auffassung von EHLERS knüpfte später (1905) CARLGREN an. Er stimmt mit EHLERS insofern überein, als auch er *Polyparium ambulans* für ein Fragment einer Aktinie hält, unterscheidet sich von ihm aber dadurch, daß er *Polyparium* für eine Flachwasserform erklärt, während EHLERS den Ausgangspunkt für die Entwicklung von *Polyparium* in einer Aktinienform der Tiefsee sucht. CARLGREN kommt zu dem Resultate, „daß *Polyparium* ein abgerissenes Stückchen der distalsten Körperpartie einer der Familie Stoichactidae zugehörenden Actiniarie war, das nach Heilung der Wundfläche durch Zusammenwachsen der Körperwand mit der Mundscheibe noch eine Zeit ohne merkbaren Zuwachs des Körpers fortgelebt und dabei eine gewisse Beweglichkeit beibehalten hatte.“

Die CARLGRENsche Deutung hat neuerdings auch ADOLF STEUER (1907) übernommen.

Dies war der Stand der *Polyparium*-Frage, als ich vom Naturhistorischen Museum in Hamburg ein als *Sinotoma gigantea* Forsk. bezeichnetes Objekt zur Untersuchung erhielt, das sich bei näherer Betrachtung als *Polyparium ambulans* erwies. Dadurch wurde es mir möglich, auf Grund eigener Untersuchungen die Richtigkeit der bisher geäußerten Ansichten zu prüfen. Denn alle früheren Forscher mit Ausnahme Korotneffs haben, wie schon erwähnt, das Tier nie gesehen, sondern ihre Erörterungen lediglich auf Grund theoretischer Erwägungen angestellt.

Das mir vorliegende Exemplar stammt von Bowen an der Küste von Queensland. Fig. 3, Taf. 27 gibt eine etwas schematisierte Abbildung, Fig. 4 eine photographische Reproduktion des Tieres. Die verhältnismäßig geringe Deutlichkeit der Photographie rührt daher, daß das Tier unter Alkohol photographiert werden mußte. Der Umfang des einfarbig grauen Tieres beträgt 5,1 cm, seine Länge, wenn man die Windungen mitrechnet, 36 cm. Vorder- und Hinterende sind abgerundet und lassen keinerlei Unterschied erkennen. Der Körperquerschnitt des Tieres ist halbkreisförmig, und zwar wird die Sehne von der „Kriechsohle", der zugehörige Kreisbogen vom übrigen Körper eingenommen. Die Oberfläche des Körpers ist mit kleinen, kegelförmigen Erhebungen bedeckt, die einen terminalen Porus tragen. Nur auf der „Sohle" fehlen diese Gebilde ganz. Bei äußerlicher Betrachtung gewinnt man leicht den Eindruck, als wäre das Tier aus einer Anzahl homonomer Segmente zusammengesetzt, und zwar ist diese scheinbare Segmentierung schärfer ausgeprägt, als sie auf der Photographie zum Ausdrucke gelangt. Während aber bei einem segmentierten Tiere die Ränder der einzelnen Segmente untereinander parallel und senkrecht zur Längsachse des Körpers verlaufen, konvergieren sie hier deutlich nach der einen Seite. Das ist die erste Asymmetrie, die bei oberflächlicher Betrachtung des *P. ambulans* auffällt. Eine zweite besteht in der ungleichförmigen Ausbildung der beiden Sohlenränder. Auf der Seite, nach welcher die Grenzen der scheinbaren Segmente konvergieren, ist die Sohle völlig glatt und geht, wenn sie auch scharf abgesetzt ist, doch nicht ganz unvermittelt in den übrigen Teil des Körpers über. Auf der anderen Seite hingegen weist sie eine wulstförmige Randbegrenzung auf, die in Fig. 4, Taf. 27 deutlich hervortritt. Schneidet man das Tier an irgendeiner Stelle des Körpers auf, so blickt man in den durch Segmente in eine Anzahl Kammern zerlegten inneren Hohlraum, wie dies von Korotneff richtig angegeben worden ist.

Die Segmente sind paarweise angeordnet und konvergieren, wenn auch fast unmerklich, nach der wulstfreien Seite des Sohlenrandes. Die kegelförmigen Erhebungen der Körperfläche stehen mit dem hohlen Körperinneren in Verbindung. Dies ist in groben Zügen das Bild der Organisation, wie es dem Beobachter bei äußerlicher Betrachtung entgegentritt. Histologisch ist das Tier ziemlich schlecht konserviert, so daß eine genauere Beschreibung kaum möglich wäre. Auch dürfte es für die morphologische Deutung von *Polyparium ambulans* genügen, darauf hinzuweisen, daß das mir vorliegende Tier, ebenso wie das Originalexemplar Korotneffs, in der Struktur seiner Gewebe völlig mit einer Aktinie übereinstimmt.

Wie bereits früher hervorgehoben wurde, finden sich in der Literatur im wesentlichen drei verschiedene Deutungen des scheinbar so eigentümlichen Baues von *Polyparium ambulans*:

1) Es ist eine Anthozoenkolonie (Korotneff, Perrier).

2) Es ist eine in eigenartiger Weise umgebildete bilaterale Aktinie (Haacke, Delage und Hérouard).

3) Es ist ein Fragment einer Aktinie (Ehlers, Carlgren).

Die von Korotneff und Perrier vertretene Anschauung, *Polyparium ambulans* sei eine Anthozoenkolonie, hat zur Voraussetzung, daß die auf der Oberfläche sich erhebenden Kegel wirklich Polypen darstellen. Bestätigt sich diese Annahme nicht, so kann die Theorie als widerlegt gelten. Querschnitte durch einen dieser vermeintlichen Polypen zeigen nun, daß jede Andeutung von Schlundrohr, Septen und Tentakeln fehlt, kurz alles, was den Anthozoenpolypen charakterisiert; vielmehr lassen sie auf den ersten Blick erkennen, daß wir es hier mit normalen Aktinien-tentakeln zu tun haben. *Polyparium ambulans* ist also keine Anthozoenkolonie, sondern eine einzelne Aktinie.

Die Entscheidung über die Richtigkeit der beiden anderen Theorien wird uns durch ein ebenso einfaches Kriterium ermöglicht. Bekanntlich verläuft am oberen Körperrande der meisten Aktinien, dort, wo Mauerblatt und Mundscheibe zusammenstoßen, ein Ringmuskel, der bei der Kontraktion des Tieres die Körperwand über der Mundscheibe und den Tentakeln sackartig zusammenschnürt und dessen Querschnittsbilder so charakteristisch sind, daß sie nicht nur zur Identifizierung von Gattungen, sondern vielfach sogar von Arten verwandt werden. Ist nun, wie Haacke meint, *Polyparium ambulans* im wesentlichen eine in die Breite

gezogene Aktinie, dann muß natürlich dieser Sphincter an beiden Rändern des *Polyparium* vorhanden sein, d. h. Schnitte durch das *Polyparium* müssen zwei Sphincterquerschnitte ergeben, ebenso wie man auf Längsschnitten durch eine normale Aktinie zweimal den Sphincter trifft. Ist *Polyparium ambulans* dagegen, wie EHLERS und CARLGREN behaupten, nur der obere Körperrand einer Aktinie, dann darf der Sphinkter nur an dem einen Rande auftreten und zwar an demjenigen, der sich durch seine wulstförmige Verdickung als der ehemalige Außenrand der Aktinie dokumentiert. Das letztere trifft nun tatsächlich zu, und dieser Umstand allein würde meines Erachtens genügen, um die Richtigkeit der EHLERS-CARLGRENschen Auffassung zu beweisen. Zu ihren Gunsten läßt sich noch anführen, daß die Septen nicht parallel zueinander verlaufen, sondern, wenn auch fast unmerklich, nach der wulstfreien Seite des Sohlenrandes konvergieren. Eine derartige Konvergenz der Septen ist zwanglos aber nur zu erklären, wenn wir annehmen, *Polyparium ambulans* sei der abgeschnürte Mundscheibenrand einer Aktinie. Die nebenstehende Figur, die einen Aktinienquerschnitt schematisch darstellen soll, läßt das mit aller Deutlichkeit erkennen. Auf diesem Querschnitte teilt der innere konzentrische Kreis einen Randring ab, der dem *Polyparium ambulans* entspricht, und es ist leicht einzusehen, daß auch in ihm die Septen nach der Seite divergieren müssen, die dem ehemaligen Außenrande der Aktinie entspricht.



Textfig. 1.

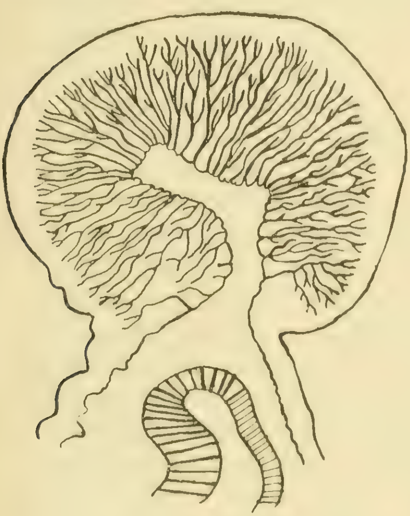
Einen schwerwiegenden Einwand gegen die HAACKEsche Theorie stellt übrigens auch das Fehlen eines Septenpaares mit abgewandten Muskelfahnen dar, das auftreten müßte, wären die Septen des *Polyparium* tatsächlich durch Verschmelzung je zweier gegenüberliegender Aktiniensepten entstanden.

Polyparium ambulans ist anfänglich in Gestalt eines Ringes abgeschnürt worden; dieser Ring ist später an einer Stelle zerrissen und hat unter dem Einflusse der Lokomotion Spiralgestalt angenommen, ähnlich, wie ja auch einzelne Aktinienteutakel, die man abschneidet, sich in Spiralwindungen bewegen. Daß dieser Prozeß wirklich so verlaufen ist, dafür glaube ich ebenfalls einen Anhalt gefunden zu haben. Betrachtet man nämlich die beiden Körperenden des *Polyparium* genauer, so fällt an dem einen die

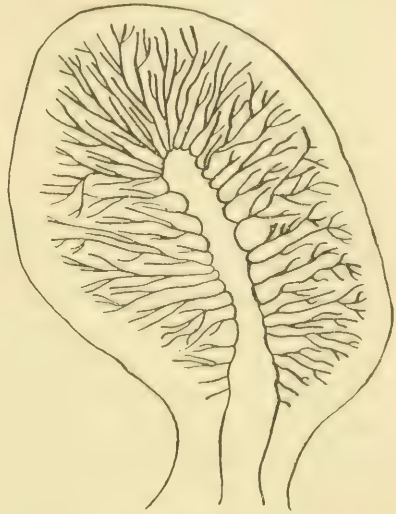
Hervorsprossung eines Tentakelbüschels auf, die, wie experimentelle Forschungen ergeben haben, regelmäßig bei einer unvollständigen Durchtrennung stattfindet. In diesem Falle treten nämlich mehrere Wundflächen auf, von denen jede — senkrecht zur Wundfläche — ein Regenerat hervorgehen läßt. Aehnliche Beobachtungen sind übrigens auch schon an freilebenden Aktinien gemacht worden. So schreibt Carlgren über das ostafrikanische *Gyrostoma triste*: „Besonderes Interesse verdient die Beobachtung von Stuhlmann, daß nach Verletzung an einer Stelle kleine Tentakeln in Menge gesproßt sind. Eine solche Heteromophose habe ich auch einmal bei einer *Edwardsiella*-Spezies aus Spitzbergen (Wide Bay) gesehen." Jedenfalls dürfte das Auftreten derartiger Superregenerate an dem einen Körperende von *Polyparium ambulans* dafür sprechen, daß diese Tierform so entstanden ist, wie es oben angedeutet wurde.

Ueber die Natur der Aktinienform, von der *Polyparium* seinen Ausgang genommen hat, läßt sich folgendes feststellen. Nach dem ganzen äußeren Habitus wie dem anatomischen Bau, besonders der Struktur des Sphinkters, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß wir es hier mit einer Art der Gattung *Stoichactis* zu tun haben, und zwar muß diese Art recht bedeutende Dimensionen gehabt haben. Vergleicht man nämlich das vorliegende Exemplar von *Polyparium ambulans* mit irgend einer anderen in ausgestrecktem Zustande in Formaldehyd konservierten *Stoichactis*-Art, so ergibt sich, daß es bei der Konservierung mindestens die Hälfte seiner Körperlänge eingebüßt, vorher also eine Länge von 72 cm besessen haben muß. Da nun die Länge des *Polyparium* zugleich den Umfang der *Stoichactis*-Art angibt, von der es abstammt, und wir bei Tieren von annähernd kreisförmigem Querschnitte, wie den Aktinien, den Durchmesser auf ein Drittel des Umfanges veranschlagen können, so dürfte die Mundscheibe unserer *Stoichactis*-Art einen Durchmesser von 24 cm erreicht haben. Nun kommen in den australischen Gewässern zwei Arten der Gattung *Stoichactis* vor: *Stoichactis haddoni* mit einem Mundscheibendurchmesser von 30—45 cm und *Stoichactis kenti* mit einem Mundscheibendurchmesser von 30—60 cm. Beide könnten ihrer Größe nach sehr wohl als die Stammform von *Polyparium ambulans* angesprochen werden. Sicheren Aufschluß gibt uns erst ein Vergleich des Sphinkters. Textfig. 2, die einer Abhandlung Haddons entnommen wurde, stellt den Sphinkter von *Stoichactis kenti*, Textfig. 3, die nach einer Originalzeichnung angefertigt wurde, den von *Polyparium*

ambulans dar. Abgesehen von geringen Unterschieden, die durch eine zufällige Verschiedenheit in der Schnittführung bedingt sind, treten die Uebereinstimmungen mit so unverkennbarer Deutlichkeit hervor, daß an einer Identität der beiden Formen kaum zu zweifeln ist.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Textfig. 2. Querschnitt durch den Sphincter von *Stoichactis kenti.* Nach Haddon.

Textfig. 3. Querschnitt durch den Sphincter von *Polyparium ambulans.* Original.

Das in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Hamburg befindliche *Polyparium ambulans* ist also aller Wahrscheinlichkeit nach der abgeschnürte Mundscheibenrand von *Stoichactis kenti* Hadd. u. Shackl. Das Originalexemplar Korotneffs dürfte jedoch von einer anderen Stoichactide herrühren; es unterscheidet sich von dem mir vorliegenden Tiere außer durch seine bedeutend geringere Größe anscheinend auch durch die abweichende Form seiner Tentakel. Dem Auftreten von „Saugwarzen" auf der „Kriechsohle" des Korotneffschen Exemplars ist dagegen keinerlei Bedeutung beizumessen, da es sich hierbei selbstverständlich nur um Tentakel handelt, die bei dem Verwachsungsprozesse auf die „Kriechsohle" geraten sind.

Ueber die biologische Bedeutung des Abschnürungsprozesses, dem *Polyparium ambulans* seine Entstehung verdankt, ist nichts

bekannt, aber ich glaube, man wird nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß hier ein Fall von Selbstamputation oder Autotomie vorliegt. Autotomie ist ja unter den Aktinien nicht selten. Ich brauche hier nur daran zu erinnern, daß z. B. die Arten der Gattung *Bolocera* oft schon bei den geringsten Insulten alle Tentakel abwerfen, die bei der großen Regenerationsfähigkeit der Tiere binnen kürzester Zeit durch neue ersetzt werden. Andrerseits freilich liegt es nahe, diesen Abschnürungsprozeß als Schizogonie zu deuten, die nach meinen eigenen Beobachtungen an der Westküste Norwegens bei den Aktinien der Gattung *Metridium* recht häufig auftritt und in neuerer Zeit besonders von Hahn (1905) studiert worden ist. Eine endgültige Entscheidung dieser Frage ließe sich erst treffen, wenn das spätere Schicksal des Abschnürungsproduktes bekannt wäre. Sicherlich dürften alle diejenigen Abschnürungsprodukte, die, wie *Polyparium ambulans*, Spiralgestalt angenommen haben, nicht mehr zu einer Aktinie auswachsen, ebenso wie ich ihnen im Gegensatze zu Ehlers die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung abspreche. Dagegen halte ich es für möglich, daß die Abschnürungsprodukte, welche die Ringform beibehalten haben, den Mund und den ihnen fehlenden unteren Körperabschnitt regenerieren. Daß mundlose Tiere wie *Polyparium ambulans* wenigstens eine zeitlang leben können, ohne feste Nahrung zu sich zu nehmen, scheint nach den neuesten Forschungen Pütters[1]) keineswegs ausgeschlossen zu sein, und eine experimentelle Untersuchung der *Polyparium*-Frage wäre gerade im Hinblick auf diese Forschungen von besonderem Interesse.

Literatur.

1) Carlgren, Oskar, Ueber abschnürbare Tentakel bei den Actiniarien. Zool. Anz., Bd. XXII, 1899, p. 40.

2) — Ueber die Regeneration der Seeanemonen. — Förhandl. vid Nordiska Naturforskare och Läkaremötet i Helsingfors 1902. VI. Sektionen för Zoologi. Helsingfors 1903, p. 9—11.

---

1) Pütter nimmt bekanntlich an, daß die marinen Tiere einen großen Teil ihrer Nahrung dem Meere in gelöster Form entnehmen. Den zwingenden Beweis für die Richtigkeit seiner Anschauungen, die eine völlige Veränderung unserer Auffassung vom Stoffwechsel im Meere und eine gewisse Entwertung der quantitativen Planktonforschung herbeiführen würden, ist er allerdings schuldig geblieben. Denn seine hohen Werte beruhen, wie Henze nachgewiesen hat, wenigstens zum Teil auf Unreinheit der von ihm verwendeten Reagentien.

3) Carlgren, Oskar, Noch einmal Polyparium ambulans. — Biol. Centralbl., Bd. XXV, 1905, p. 253—256.
4) Delage, Yves et Edgard Hérouard, Traité de Zoologie concrète. T. II, 2. partie. Les Coelentérés. Paris 1901, p. 540—545.
5) Ehlers, E., Zur Auffassung des Polyparium ambulans (Korotneff). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV, 1887, p. 491—498.
6) Fischer, Ernst, Das Drehungsgesetz beim Wachstum der Organismen. Straßburg 1886.
7) Haacke, W., Zur Tectologie und Phylogenie des Korotneffschen Anthozoengenus Polyparium. Biol. Centralbl., Bd. XII, 1888, p. 685—690.
8) Hahn, C. W., Dimorphism and regeneration in Metridium. Journ. exper. Zool., Vol. II, 1905, p. 225—235.
9) Henze, M., Bemerkungen zu den Anschauungen Pütters über den Gehalt des Meeres an gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen und deren Bedeutung für den Stoffhaushalt des Meeres. Arch. f. ges. Physiol., Bd. CXXXIII, 1908, p. 487—490.
10) Hertwig, Richard, Report on the Actinaria. — Rep. Scientif. Res. Explor. Voyage Challenger, Zool., Vol. VI.
11) Hogg, John, On the Tentacular Classification of Zoophytes. Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. IV, 1840.
12) Korotneff, A., Polyparium ambulans. Zool. Anz., 9. Jhrg., 1886, p. 320—323.
13) — Zwei neue Cölenteraten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV, 1887, p. 468—486.
14) Korschelt, E., Regeneration und Transplantation. Jena 1907.
15) Perrier, E., Les colonies animales et la formation des organismes, 1880.
16) — Le Polyparium ambulans. La Nature, 16. Ann. 2. Sem., 1888, p. 5—7.
17) Pütter, August, Die Ernährung der Wassertiere. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. VII, 1907.
18) Riggenbach, Emanuel, Die Selbstverstümmelung der Tiere. Ergeb. Anatom. Entwickelungsgesch., Bd. XII, 1903. (Cölenterata, p. 787.)
19) Römer, Fr. A., Beschreibung der norddeutschen tertiären Polyparien. — Palaeontographica. Beitr. z. Naturgesch. d. Vorwelt. Bd. IX, 1863, p. 199—246.
20) Steuer, Adolf, Ein Pseudoparasit von Gobius minutus. Oester. Fisch.-Zeitg., 5 Jhrg., 1907.

II. Aktinien von Gomera.

Die aus etwa 200 Exemplaren bestehende Aktiniensammlung, die Herr Professor Dr. May von der Kanareninsel Gomera heimgebracht und deren Bestimmung er mir freundlichst überlassen hat, umfaßt fünf Arten, von denen drei, nämlich *Anemonia sulcata*, *Aiptasia couchii* und *Phellia vestita* für die kanarische Fauna neu sind. Die Sammlung ist besonders deswegen von Interesse, weil sie zum ersten Male einen Ueberblick über die Aktinienfauna der kanarischen Inseln gestattet, über die wir bisher nur durch ganz vereinzelte und gelegentliche Funde unterrichtet waren.

1. Priapus equinus L.

No. 57. San Sebastian (Gomera). In engen Felsspalten am Strande zwischen Punto de los Canarios und Barranco del Machal. 16. Dezember 1907 [4 Exemplare].

No. 131 u. 134. San Sebastian (Gomera). Unter Felsblöcken bei der Cueva del Conde. 8. Januar 1908 [13 z. T. jugendliche Exemplare].

No. 149. San Sebastian (Gomera). Cueva del Conde. 13. Januar 1908 [24 jugendliche Exemplare].

No. 192 u. 194. Eremita de la Guadalupe (Gomera). 7. Februar 1908 [37 erwachsene Exemplare].

Wie Poche nachgewiesen hat, muß nach den Regeln der zoologischen Nomenklatur die bisher als *Actinia equina* bezeichnete Form *Priapus equinus* heißen. Ist es schon an sich bedauerlich, wenn alte, in der Literatur eingebürgerte Bezeichnungen plötzlich verschwinden müssen, so wird der Zustand ganz unhaltbar, wenn es sich, wie bei *Actinia*, um Gattungsnamen handelt, die einer ganzen Tiergruppe den Namen gegeben haben. Und diese Fälle häufen sich gerade in neuerer Zeit immer mehr. Führt doch eine exakte Anwendung der Nomenklaturregeln zur Streichung so bekannter Namen wie *Ascidia*, *Holothuria*, *Actinia* und vieler anderer! Ich stimme deshalb völlig mit Hartmeyer überein, welcher empfiehlt, „Namen, die durch längeren Gebrauch allgemeine Anerkennung und Giltigkeit gefunden haben, zweckmäßig gebildet sind und sich an den Namen eines in der betreffenden Tiergruppe verdienten Forschers knüpfen, auch für die Zukunft zu erhalten". In diesem Punkte bedürfen die Nomenklaturregeln dringend einer Verbesserung.

Das vorliegende Material von *Priapus equinus* ist teils in 75-proz. Alkohol, teils in 4-proz. Formaldehyd konserviert. Mor-

phologisch zeigt es keinerlei Abweichungen von der typischen Mittelmeerform. Einige Exemplare haben unter dem Einflusse des Formaldehyds eine eigentümliche rotbraune Farbe angenommen.

Priapus equinus bewohnt das Mittelländische, Schwarze und Asowsche Meer und ist von der Westküste Norwegens bis zu den Kapverden verbreitet. Die Angabe Wassilieffs, daß dieselbe Art auch in den japanischen Gewässern vorkomme, beruht, wie ich an anderer Stelle zeigen werde, auf unrichtiger Bestimmung.

2. Anemonia sulcata (Penn.).

No. 182. Eremita de la Guadalupe (Gomera). In Tümpeln des Felsenstrandes. Grün, Fangarme mit violetten Spitzen. 26. Januar 1908 [40 Exemplare].

No. 183 u. 194. Eremita Guadalupe (Gomera). 7. Februar 1908 [6 Exemplare].

Die in 4-proz. Formaldehyd konservierten Tiere haben ihre grüne Körperfarbe erhalten; auch die violette Färbung der Tentakelspitzen ist noch deutlich erkennbar. Sämtliche Exemplare gehören ihrem morphologischen Charakter nach der *forma typica* an, bleiben aber ausnahmslos hinter der Durchschnittsgröße dieser Form erheblich zurück.

Die *forma typica*, die sonst in einer Tiefe von mehreren Metern lebt, kommt auf Gomera in jenen Tümpeln des Felsstrandes vor, die man nach dem Vorgange englischer Forscher als rock pools bezeichnet; hier wird sie in bezug auf die Größenverhältnisse der Strandform von *Anemonia sulcata*, d. h. der *forma rustica*, ähnlich. Diese auffällige Abnahme der Größe in geringer Wassertiefe dürfte zweifellos mit den Ernährungsverhältnissen auf das engste zusammenhängen.

Bisher war *Anemonia sulcata* im Gebiete der nordwestafrikanischen Inseln nur von Madeira bekannt; möglicherweise hat jedoch ein Exemplar kanarischer Provenienz schon Greeff vorgelegen, der eine „*Anthea*“ von Lanzarote anführt.

3. Aiptasia couchii Cocks.

No. 186. Tümpel bei den Roques del buen Paso (Gomera). 20. Januar 1908 [10 Exemplare].

Diese anatomisch bisher noch nicht untersuchte Art besitzt in konserviertem Zustande eine gelblich-grüne Farbe. Die einzelnen Individuen zeigen erhebliche Größendifferenzen. An einem mittelgroßen Exemplare nahm ich folgende Maße: Durchmesser der Fuß-

scheibe 0,6 cm, Höhe des Mauerblattes 0,9 cm, Durchmesser der Tentakel an der Basis 0,1 cm. Die Fußscheibe ist völlig rund, nur schwach entwickelt und gegen das Mauerblatt nicht scharf abgesetzt. Die Körperwand ist außen völlig glatt und durchscheinend, so daß man die Anordnung der Septen schon bei äußerlicher Betrachtung deutlich erkennen kann. Ein scharf abgesetzter Mundscheibenrand, Fossa und Randsäckchen fehlen. Die Tentakel sind pfriemenartig und randständig. An einem erwachsenen Exemplare zählte ich 72. Stets sind die dem innersten Kreise angehörenden Tentakel am längsten. Das Peristom ist eben, mit radiären Furchen bedeckt und läßt, wie die Körperwand, die Septen deutlich durchschimmern. An kleinen Exemplaren entspricht die Anordnung der Septen der Formel $6 + 6 + 12$. Nur die Septen des ersten Zyklus sind vollständig, darunter zwei Paar Richtungssepten. Auffällig ist, daß sich an den von mir untersuchten Exemplaren die Schlundrinnen nur sehr undeutlich von dem übrigen Teile des Schlundrohrs abheben. Die Muskulatur ist relativ schwach entwickelt; ein Sphinkter kommt gar nicht zur Ausbildung, und die Längsmuskeln der Septen erscheinen auf dem Querschnitte als verhältnismäßig niedrige Polster. Das Entoderm ist an allen Teilen des Körpers dicht mit großen Zooxanthellen angefüllt.

Aiptasia couchii ist eine Form, die der atlantischen Küste Europas eigentümlich ist und aus dem nordwestafrikanischen Gebiete bisher nur von Madeira bekannt war.

4. **Phellia vestita** Johns.

No. 131. San Sebastian, Gomera. Unter Felsblöcken bei der Cueva del Conde. 8. Januar 1908 [1 Exemplar].

Diese Art, die Johnson an der Küste von Madeira entdeckte, ist bisher anatomisch noch nicht untersucht worden, so daß ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Phellia* immerhin etwas fraglich erscheinen konnte. Der Bau des Sphinkters, der im folgenden beschrieben wird, beweist jedoch, daß wir es hier mit einer echten *Phellia* zu tun haben, die der *Phellia vermiformis* Hadd. von Thursday Island außerordentlich nahe steht. Anfänglich war ich geneigt, das vorliegende Exemplar mit *Euphellia cinclidifera* Pax zu identifizieren, habe mich jedoch überzeugt, daß die vermeintlichen Cincliden, die ich auf einzelnen Schnitten zu sehen glaubte, Kunstprodukte darstellten, die durch eine eigentümliche Faltung der Paraffinschnitte entstanden waren.

Die Farbe des konservierten Tieres ist dunkelbraun, nur die Tentakel sind etwas heller. Die Körperform ist zylindrisch. Die Höhe des Mauerblattes beträgt 2,2 cm, der Körperdurchmesser 1,1 cm. Eine Gliederung des Körpers in Physa, Scapus und Capitulum ist äußerlich nicht wahrnehmbar. Die Fußscheibe ist nicht ausgebreitet und geht ganz unmerklich in das Mauerblatt über, dessen warziges Aussehen teilweise auf die Inkrustation des Ektoderms mit winzigen Sandkörnchen zurückzuführen ist. Die Tentakel sind stark kontrahiert, so daß ihre Anordnung nicht mehr zu erkennen ist. Das Schlundrohr erreicht etwa $1/3$ bis $1/2$ der Körperlänge. Der Sphinkter ist rein mesogloeal, sehr lang und bildet auf dem Querschnitte ein schmales, dem Entoderm auffallend stark genähertes Band. In dieser Hinsicht stimmt er mit dem Ringmuskel von *Phellia vermiformis* Hadd. ganz auffallend überein. Wie bei dieser Form wird er auch bei *Ph. vestita* in unregelmäßigen Zwischenräumen von Mesogloeabalken durchbrochen, so daß er, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, ein maschiges Aussehen gewinnt. In weiterem Verlaufe behält der Ringmuskel die gleiche Breite bei und schwillt erst im obersten Teile des Mauerblattes kolbenförmig an. Das Ektoderm des Mauerblattes ist niedrig und enthält zahlreiche dünnwandige Nesselkapseln; die Mesogloea besitzt einen faserigen Bau, Zelleinschlüsse kommen in ihr nur äußerst selten vor. Schließlich sei noch hervorgehoben, daß das Entoderm anscheinend gar keine Zooxanthellen enthält.

Phellia vestita war bisher nur von Madeira bekannt.

5. **Palythoa canariensis** (Hadd. u. Duerd.).

No. 171. Tümpel auf dem Felsenstrande zwischen Punta de los Canarios und Barranco del Machal. 22. Januar 1908.

Nach der Angabe des Sammlers bildet die Art, von der mir mehrere, sehr schön konservierte Kolonien vorliegen, braune, rasenartige Polster; in der Konservierungsflüssigkeit haben die Tiere eine mehr grünliche Färbung angenommen. Die größten Polypen besitzen eine Höhe von 1,9 cm, während sie im Durchmesser nur 0,7 cm erreichen. An den meisten Exemplaren ist das Capitulum infolge Kontraktion angeschwollen und trägt 28 deutliche Radiärfurchen. Das Cönenchym ist viel weniger kräftig entwickelt als bei den Exemplaren, die Zimmer im Frühjahr 1906 auf Teneriffa sammelte[1]). In allen übrigen Merkmalen stimmen

---

1) Vergl. F. Pax (1908) p. 480.

die Exemplare von Gomera jedoch mit denen von Teneriffa überein. Wie bei diesen ist die Körperwand dicht mit kleinen Sandkörnchen inkrustiert; Schwammnadeln und Foraminiferenschalen treten der Masse nach durchaus zurück. Das Entoderm des Mauerblattes ist dicht mit Zooxanthellen angefüllt. Die Mesenterien sind nach dem brachycneminen Typus angeordnet und besitzen sämtlich gut entwickelte Basalkanäle. Der Sphinkter ist mesogloeal.

P. canariensis ist nach unseren bisherigen Kenntnissen in ihrer Verbreitung auf die kanarischen Inseln beschränkt. Tiergeographisches Interesse verdient der Umstand, daß ihre nächste Verwandte, *P. isolata*, das Litoral der Bahama-Inseln bewohnt.

Nach unseren bisherigen Kenntnissen setzt sich die Aktinienfauna der kanarischen Inseln aus folgenden Arten zusammen:

Cerianthus spec. — Lanzarote (Koch, Greeff).
Priapus equinus — Teneriffa (Pax), Gomera.
Anemonia sulcata — Gomera, ? Lanzarote (Greeff).
Aiptasia couchii — Gomera.
Euphellia cinclidifera — Teneriffa (Pax).
Phellia vestita — Gomera.
Adamsia spec. — Lanzarote (Greeff).
Sagartia spec. — Lanzarote (Greeff).
Palythoa canariensis — „Canary Islands" (Haddon und Duerden), Teneriffa (Pax), Gomera.

Dazu kommt noch die von Milne Edwards unvollkommen beschriebene *Actinia tilesii* von Teneriffa, über deren systematische Stellung sich nichts Sicheres aussagen läßt.

Tiergeographisch schließt sich die Aktinienfauna der kanarischen Inseln auf das engste an die atlantische Küste Europas und das Romanische Mittelmeer an, doch kommt ihre selbständige Stellung darin zum Ausdrucke, daß drei Arten *Phellia vestita*, *Euphellia cinclidifera*, *Palythoa canariensis*) ausschließlich auf die Kanaren beschränkt sind.

Literatur.

1) Greeff, Richard, Madeira und die kanarischen Inseln in naturwissenschaftlicher, besonders zoologischer Beziehung. Rektoratsprogramm Marburg, 1872, p. 31.

2) Haddon, A. C. and Duerden, J. E., On some Actiniaria from Australia and other districts. Scientif. Transact. Roy. Dublin Soc., 2. Serie, Vol. VI, 1896, p. 143.

3) Hartmeyer, Robert, Zur Terminologie der Familien und Gattungen der Ascidien. — Zool. Annal., Bd. III, 1908.
4) Johnson, James Yate, Notes on the Sea-Anemones of Madeira, with description of new species. — Proceed. Zool. Soc. London 1861.
5) Koch, G. von, Notizen über Korallen. — Morphol. Jahrb., Bd. VI, 1880, p. 356.
6) May, Walther, Reise nach den kanarischen Inseln. — Karlsruher Ztg., 1908, No. 304.
7) Milne Edwards, H., Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprements dits. I. Paris 1857, p. 244.
8) Pax, Ferdinand, Die Aktinienfauna Westafrikas. — Jen. Denkschr. XIII, 1908.
9) Poche, Franz, Ueber den richtigen Gebrauch der Gattungsnamen Holothuria und Actinia. — Zool. Anz., Bd. XXXII, 1907.
10) Wassilieff, A., Japanische Aktinien. — Abhandl. math.-phys. Klass. Bayr. Akad. Wissensch. 1. Suppl.-Bd., 1908.

III. Bolocera norvegica, eine neue Aktinie von der Westküste Norwegens.

Fundort: Im Hjørundfjord bei Saebø (ca. 62° N, 6° E Greenw.), 7. Juni 1906. „Michael Sars“ Station 278.

Tiefe: 430 m.

Konservierung: 4-proz. Formaldehyd.

Vor längerer Zeit erhielt ich von Herrn Dr. Damas in Bergen eine Aktinie zur Bestimmung, die sich bei eingehenderer Untersuchung als eine neue Art erwies.

Die Farbe des konservierten Tieres ist weißlich-grau, an den Rändern durchscheinend. Im Leben mag das Tier vielleicht sogar durchsichtig sein. Die Fußscheibe war durch das Schleppnetz abgerissen worden, so daß die freien Enden der Septen am aboralen Ende herausquollen. Die Körperhöhe beträgt 0,2 cm, der Körperdurchmesser 0,5 cm. Das Mauerblatt ist glatt, besitzt keinerlei Saugwarzen oder Papillen und ist immerhin so dick, daß die Septen nirgends durchschimmern. In seinem oberen Teile geht es unmittelbar in die Mundscheibe über, ohne eine Randfalte zu bilden. Randsäckchen und Fossa fehlen. Die 24 randständigen, pfriemenförmigen Tentakel sind in zwei alternierenden Kreisen

angeordnet und alle mehr oder weniger von gleicher Länge, die durchschnittlich 0,4 cm erreicht. Im Vergleiche zur Körperhöhe sind die Tentakel also außerordentlich lang. Ihr Durchmesser an der Basis beträgt nur 0,1 cm. Terminale Oeffnungen habe ich an keinem der untersuchten Tentakel wahrgenommen. Die flache, beinahe etwas konvexe Mundscheibe erhebt sich in der Mitte zu einem steilen Conus, der die kreisrunde, schwach gekerbte Mundöffnung trägt. An dem Schlundrohre, das keine differenzierten Schlundrinnen aufweist, inserieren 6 Paar Septen, zwischen die sich noch 6 Paar unvollständiger Septen einschieben. Im ganzen sind also 12 Paar in zwei Zyklen angeordnete Septen vorhanden. Akontien und Cincliden fehlen. Das vorliegende Exemplar ist weiblich, und zwar treten die Geschlechtsorgane auf allen Septen auf. Der Sphinkter ist entodermal, diffus; die wenigen Falten, welche ihn bilden, gehen in der Randpartie ganz allmählich in die angrenzende Ringmuskulatur des Körpers über. Histologisch ist die Art durch das zahlreiche Auftreten von Eiweißzellen im Ektoderm der Tentakel charakterisiert. Wie alle Tiefseeformen entbehrt *Bolocera norvegica* der Zooxanthellen.

Nach unseren bisherigen Kenntnissen kommen an der norwegischen Küste drei *Bolocera*-Arten vor:

1) *B. tuediae* (Johnst.) Gosse Hist. Brit. Sea-Anemon. (1860) 186.

2) *B. longicornis* Carlgr. Oefvers. Kongl. Vet.-Akad. Förhandl. Årg. 48 (1891) 242.

3) *B. norvegica* Pax.

Außerdem sind aus dem europäischen Nordmeere noch zwei Arten bekannt geworden, *B. multicornis* Verr., welche sowohl die Norske Nordhavsexpedition (1878) als auch die Olgaexpedition (1898) in der Umgebung der Bäreninsel fischten, und die von Gosse (1860, p. 352) nur unvollkommen beschriebene *B. eques*, deren systematische Stellung mir nicht ganz sicher zu sein scheint.

Ueber die geographische Verbreitung der drei norwegischen *Bolocera*-Arten kann ich folgendes mitteilen:

1) *B. tuediae* kommt nach meinen eigenen Beobachtungen bei Stavanger und bei Bergen vor, von wo sie auch Brunchorst (1891, p. 30) angibt. Die zahlreichen Angaben älterer Autoren über das Vorkommen dieser Art an der norwegischen Küste verdienen keine Beachtung, da bei ihnen eine Verwechslung mit *B. longicornis*, ja sogar mit *Rhodactinia crassicornis* bisweilen nicht aus-

geschlossen erscheint. Außerhalb der norwegischen Küste ist *B. tuediae* noch in den britischen Gewässern verbreitet und tritt nach der Angabe von Verrill (1873) auch an der amerikanischen Küste auf. Das Vorkommen dieser Art an der amerikanischen Küste ist keineswegs unwahrscheinlich, da auch *B. multicornis* und *B. longicornis* zirkumpolar verbreitet sind und die Gattung *Bolocera* gerade in den amerikanischen Gewässern ihr Hauptentwickelungszentrum besitzt.

2) *B. longicornis.* Der einzige mir bekannte norwegische Fundort dieser Species ist Drøbak bei Kristiania, wo die Art von Herrn Professor Schreiner aufgefunden wurde. An demselben Fundorte sammelte sie auch neuerdings Kiaer (1904). Nach Carlgren (1892) findet sie sich ferner im Skagerak und an der schwedischen Westküste, hier besonders häufig im Gullmarsfjord (Théel 1907). In jüngster Zeit wurde *B. longicornis* von Wassilieff (1908) auch für die japanische Küste nachgewiesen und damit die zirkumpolare Verbreitung der Art festgestellt.

3) *B. norvegica* stammt, wie schon erwähnt, aus dem Hjørundfjord.

Die Tiefenverbreitung der drei *Bolocera*-Arten ist folgende:

B. tuediae 90—360 m.

B. longicornis { Skandinavien 75—200 m.
Japan 510—800 m.

B. norvegica 430 m.

Die Auffindung der *B. norvegica* ist besonders deshalb von Interesse, weil sie die einzige Art dieser Gattung ist, bei der Schlundrinnen fehlen, ein Merkmal, daß sie mit den Angehörigen des Genus *Boloceroides* teilt. Ueberhaupt mehren sich in neuerer Zeit die Anzeichen, die auf eine Verwandtschaft der beiden Gattungen *Bolocera* und *Boloceroides* hindeuten. Sollte sich die Angabe von Mc Murrich, daß in der Körperwand von *Bolocera brevicornis* ektodermale Längsmuskeln vorkommen, bewahrheiten, so steht einer Vereinigung der beiden Gattungen in einer Familie nichts mehr entgegen. Denn nur das Fehlen von Basilarmuskeln bei *Boloceroides*, auf das Carlgren so großen Wert legt (1902, p. 34), berechtigt uns keineswegs, *Boloceroides* den Protantheen, *Bolocera* hingegen den Nynantheen zuzurechnen. Finden sich doch gerade unter den Nynantheen in der Subtribus *Actiniinae* sowohl Formen ohne Basilarmuskeln (*Athenaria* Carlgrens) als auch solche mit Basilarmuskeln (*Thenaria* Carlgrens).

Literatur.

1) Brunchorst, J., Die biologische Meeresstation in Bergen. — Bergens Mus. Aarsberetning for 1890. Bergen 1891.

2) Carlgren, Oskar, Beiträge zur Kenntnis der Aktiniengattung Bolocera Gosse. — Oefvers. Kongl. Vet.-Akad. Förhandl. Årg. 48 (1891). Stockholm 1892.

4) — Die Actinarien der Olgaexpedition. — Wissenschaftl. Meeresuntersuch. N. F., Bd. V, Abteil. Helgoland, Heft 1, 1902.

5) Gosse, Philip Henry, Actinologia britannica. — A history of the British Sea-Anemones and Corals. London 1860, p. 186 u. 352.

6) Kiaer, Hans, Dyrelivet i Drobaksund. — Nyt Magaz. Naturvidenskab. Bind XLII, 1904.

7) Theél, Hjalmar, Om utvecklingen af Sveriges Zoologiska hafsstation Kristineberg och om djurlif vet i.

Die sogenannten Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische.

Von

Dr. **Engelbert Brohl** (Stommeln bei Cöln).

Hierzu Tafel 28 u. 29 und 5 Figuren im Text.

Ueber die Entstehung der sogen. Hornfäden der Selachier und der Knochenstrahlen der Teleosteer liegen schon mehrere Arbeiten vor. Trotzdem war es nötig, diese Probleme einer neuen und eingehenden Bearbeitung zu unterziehen. Denn an die Entwickelungsgeschichte dieser Gebilde knüpfen sich Einwände gegen die Lehre von der Spezifität der Keimblätter, welchen, wenn sie richtig wären, eine große theoretische Bedeutung zukommen würde.

Klaatsch leitete die sogen. Hornfäden der Selachier von Skleroblasten ab, welche aus dem Ektoderm stammen und in das Mesoderm einwandern sollten. Neuerdings behauptete Szily, daß die knöchernen Flossenstrahlen der Teleosteer im Ektoderm entständen; nachdem er dann bemerkt hatte, daß diese Beobachtung auf einem Irrtum beruhte, suchte er doch wenigstens eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Flossenstrahlen aufrecht zu erhalten. Eine Nachprüfung aller dieser Angaben war also unerläßlich.

Diese Aufgabe übernahm ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler in Jena, zu Anfang des Wintersemesters 1907/08. Für die freundlichen Winke und Ratschläge, sowie für die rege Anteilnahme an meinen Untersuchungen erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Material und Methoden.

Zu meinen Untersuchungen standen mir teils Schnittserien zur Verfügung, die sich im Besitz des Zoologischen Instituts in Jena befanden, teils fertigte ich selbst Schnittserien an.

Von Selachiern untersuchte ich Spinax niger, Acanthias vulgaris und Mustelus laevis. Von Teleosteern verwandte ich zu meinen Untersuchungen die Forelle, Salmo fario, und die Plötze, Leuciscus rutilus, erstere aus dem Grunde, weil sich die Angaben früherer Autoren betreffs der Ontogenie der Stützelemente der Flosse vorwiegend auf die Forelle beziehen, und diese daher bei der Nachprüfung zunächst in Frage kam.

Selachierembryonen wurden mir aus dem Sammlungsmaterial des Zoologischen Instituts zur Verfügung gestellt. Forellenembryonen erhielt ich von jedem Entwickelungsstadium durch meinen Studienfreund Herrn Vogel, der zu gleicher Zeit über die Entwickelung des Schultergürtels bei Teleosteern arbeitete. Für den Freundschaftsdienst erstatte ich auch an dieser Stelle Herrn Vogel meinen besten Dank.

Zur Fixierung der Knochenfischembryonen wurden Chromessigsäure oder konzentrierte wässerige Sublimatlösung verwandt. Die Eihaut wurde in physiologischer Kochsalzlösung unmittelbar neben dem Embryo mit Pinzette und Schere vorsichtig aufgeschnitten und entfernt, alsdann der Embryo in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Man erhielt auf diese Weise die Embryonen in vollständig gestrecktem Zustande, welcher Umstand die Orientierung beim Schneiden sehr begünstigte.

Nach der Durchführung der Objekte durch die aufsteigende Alkoholreihe wurden sie in Cedernholzöl und alsdann in reines Paraffin gebracht und eingebettet. Schnitte wurden vorwiegend in der Längs- und Querrichtung ausgeführt. Die Schnittdicke betrug 10, zuweilen 15 μ.

Von Färbemitteln benutzte ich Hämatoxylin nach Delafield und Ammon-Rubin-Pikrat oder Eosin. Auch färbte ich noch mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon. Fast durchgängig verwandte ich nur Schnittfärbung.

Die Zeichnungen wurden von mir mit $^1/_{12}$ homogener Immersion (Zeiss) in Verbindung mit den Kompensationsokularen 4 und 8 frei nach dem Objekt entworfen.

I. Teil. Die Elastoidinfäden (sogen. Hornfäden) der Selachier.

A. Historische Betrachtung.

Von den Forschern, die über die Hornfäden oder Hornstrahlen und deren Bildungsmodus berichtet haben, sind mannigfaltige Hypo-

thesen aufgestellt und zahlreiche Erklärungsversuche unternommen worden.

Johannes Müller (1844) kennzeichnet die Hornstrahlen mit den Worten: „Es sind äußerst zahlreiche feine Fäden, welche nicht artikuliert sind und das Charakteristische haben, daß sie aus vielen verklebten Fasern bestehen."

R. Owen (1846) bezeichnet die Hornfäden als „fine horny rays or filaments" und erklärt sie für homolog den Klauen und Nägeln der höheren Wirbeltiere. Er betrachtet sie demnach als Produkte der Epidermis, als echte Horngebilde.

Leydig (1852) beschreibt sie als „helle, steife Fäden, die zwischen die Haut eingeschoben, in dichter Reihe nebeneinander liegen, oft ein gegliedertes (Raja batis) Aussehen haben und spitz oder auch zerfasert auslaufen". — „Zu den eigentlichen Skeletteilen der Fische zählen auch jene ‚Hornfäden' oder gelben Faserstreifen, welche in der Haut der Flossen in so großer Menge eingeschoben sind (besonders entwickelt bei den Selachiern), um die Flosse steif zu machen."

Bruch (1862) weist darauf hin, daß die Hornfäden keineswegs aus einem Gewebe bestehen, welches mit der Epidermis verglichen werden könnte. Auch zeigten sie weder eine wahrnehmbare Gliederung noch sonst eine Struktur. An Schnittenden und Bruchstellen erhielte man zwar oft das Ansehen von Längsfasern und Faserbündeln, welche selbst treppenartig abgesetzt sein können wie die Rindensubstanz der Haare; allein es sei weder von einem epithelartigen Ueberzug noch von Kernen eine Spur zu sehen, noch weniger fänden sich Wurzelbälge oder eine Marksubstanz, welche auf eine Verwandtschaft mit den Haaren höherer Tiere hindeuteten; auch könne auf das gelbliche Ansehen der Strahlen kein Gewicht gelegt werden. Sie würden sich demnach erweisen „als eine höchst merkwürdige Art geformten Bindegewebes, und entsprechen den Flossenstrahlen der Knochenfische, welche zwar knöchern, aber nie knorpelig auftreten".

Eine eingehende und durchaus zutreffende Beschreibung der Hornfäden hat Gegenbaur (1865) gegeben. „Es beginnen diese bei den Rochen gänzlich fehlenden oder nur spurweise entwickelten Hornfäden innerhalb der tiefsten Schicht des Integuments schon an dem von Knorpel gestützten Abschnitte der Flosse und erstrecken sich an der Dorsal- und Ventralfläche derselben in parallelem Verlaufe bis an den Flossenrand. Diese festen elastischen, am Anfang dickeren, aber fein auslaufenden

Fäden liegen in mehreren Schichten übereinander, so daß die stärkeren nach innen, die schwachen nach außen zu treffen sind. Die Hornfäden der Haie sind vollständig strukturlos, insofern keine Formelemente in sie eindringen." — „Was die histologische Bedeutung angeht, so ist zu erwägen, daß keinerlei Zellgebilde oder Fortsätze von solchen innerhalb der Hornfäden vorkommen, so daß sie also kein Gewebe im histologischen Sinne vorstellen, so wenig als andere abgesonderte Teile, in denen weder Zellen noch Ausläufer von Zellen vorkommen, z. B. die Schalen der Mollusken usw. Es gehören die Fasern vielmehr zu den Cuticularbildungen, die nur der Intercellularsubstanz des Bindegewebes vergleichbar sind."

O. Hertwig (1876) weist auf die Beziehungen hin, in der die Hornfäden in den Flossen der Selachier zu den Plakoidschuppen stehen, zugleich gibt er auch an der Hand eines abgebildeten Durchschnittes durch die Flosse eines Acanthiasembryos seine Ansicht über das Wachstum der Hornfäden kund, indem er sagt: „Wir sehen hier die Durchschnitte der Hornfäden, die stärker als am Flossenende der Panzerwelse entwickelt und nicht in einzelne Bündel abgeteilt sind, sondern mehr gleichmäßig in einer Schicht neben- und übereinander liegen. Es ließ sich an diesem Objekte leicht feststellen, daß die Hornfäden von einer zusammenhängenden Zellenschicht umgeben werden, wodurch wohl das Wachstum derselben vermittelt wird. Die Oberfläche der Hornfäden wird von einer Lage Bindegewebe überzogen. Dieselbe ist an der Basis der Flosse am dicksten und nimmt von hier nach der Peripherie mehr und mehr ab. In ihr sind die Basalplättchen der Plakoidschuppen befestigt, welche daher auch, je näher sie der Flossenperipherie stehen, um so unmittelbarer den Hornfäden aufliegen."

v. la Valette St. George (1880) fand die Hornfäden bei Rochen und Haien sehr schön entwickelt. Sie zeigten sich als „homogene, stark lichtbrechende, an beiden Enden zugespitzte Stäbe". Bezüglich ihrer histologischen Deutung sagt er: „müssen sie wohl, wie dies bereits Gegenbaur aussprach, als Intercellularsubstanz des Bindegewebes aufzufassen sein, welche jedoch in einer bestimmt charakteristischen Form auftritt".

Paul Mayer (1885) weist darauf hin, daß in der Selachierflosse je ein Hornfaden von einer Anzahl sich dicht um ihn herumlagernder Zellen abgeschieden wird, und daß letztere an Form und Größe sehr ungleich sind. Er stellte fest, daß die Hornfäden aus der

Region der Haut, der sie ihrer Genese nach angehören, in die Tiefe rücken. Zugleich tritt er der Behauptung HUBRECHTS (1876) entgegen, der die Hornfäden für konzentrisch geschichtet hält.

Recht eingehend hat H. KLAATSCH (1894) die Entwickelung der Hornfäden bei den Selachiern beschrieben. Während er sich in einer früheren Arbeit damit begnügte, auf die Uebereinstimmung der Bildungszellen mit den Skleroblasten hinzuweisen, hebt er in seiner nächsten Arbeit hervor, daß die histogenetischen Prozesse der Hornstrahlenbildung für ihn jetzt ein erhöhtes Interesse gewännen, indem sie für die Frage nach der Herkunft der Skleroblasten ein wichtiges Material lieferten. Als Skleroblasten bezeichnet er Zellen, die sowohl an der Schuppenbildung als auch an dem Aufbau der Hornfäden beteiligt sind. Die Bezeichnung Skleroblasten hat sich allgemein in die Literatur eingebürgert und werde ich sie in Zukunft gleichfalls beibehalten, obgleich ich mich mit KLAATSCH in bezug auf die Herkunft dieser Zellen nicht in Uebereinstimmung befinde. Nach den Untersuchungen von KLAATSCH sollen die Skleroblasten vom Ektoderm ihre Entstehung nehmen, indem er sagt: „Die Skleroblasten leiten sich vom Ektoderm ab. Sie gehen aus der tiefen Ektodermschicht hervor.“ Ohne hier schon näher auf die Arbeiten von KLAATSCH einzugehen, möchte ich bemerken, daß seine Anschauung sehr bald angegriffen und widerlegt wurde.

Schon vor KLAATSCH hatte RABL (1892) darauf hingewiesen, daß er sich an mehreren Embryonen von Pristiurus und ebenso an einem Acanthiasembryo überzeugen konnte, daß die Hornfasern der Squalidenflosse mesodermale Bildungen seien. In seiner Erwiderung auf die Arbeit von KLAATSCH betont RABL (1894), daß in seinen Präparaten die basale Grenze des Ektoderms stets scharf und deutlich zu sehen war; auch lassen sich keinerlei Erscheinungen wahrnehmen, nach denen auf eine Auswanderung von Ektodermzellen ins Mesoderm geschlossen werden könnte.

Auch ich kann mich in bezug auf die Herkunft der Skleroblasten als Bildner der Hornfäden keineswegs zu der Ansicht von KLAATSCH bekennen; denn in sämtlichen Stadien konnte ich die basale Grenze des Ektoderms gegen das Mesoderm hin stets scharf und deutlich ohne irgendwelche Unterbrechung beobachten. Ebenso kann ich der Darstellung von KLAATSCH bezüglich der Entstehungsweise der sogen. Hornfäden nicht zustimmen. Wenn KLAATSCH behauptet und durch mehrere Figuren zu erläutern sucht, daß sich der erste Entwickelungsprozeß im Protoplasma der Zelle abspielt, wo-

durch zunächst der Kern und schließlich die Zelle dem entstehenden Hornfaden halbmondförmig angelagert wird, so habe ich mich hiervon nicht überzeugen können, vielmehr entstehen die Fäden, wie ich später noch ausführlich dartun werde, aus einer homogenen Schicht, die unterhalb der basalen Begrenzungslinie des Ektoderms und dicht über der oberen Zellschicht des Mesoderms kurz vor dem Auftreten der Hornfäden deutlich zu erkennen ist. Aus dieser homogenen Schicht differenzieren sich die Fäden als feine, kreisrunde Stäbchen in dichtgedrängter Reihe. Da sie im Verhältnis zu den zunächst gelegenen Zellkernen sehr klein erscheinen, so läßt sich die Zuweisung eines jungen Fadens zu der nach Klaatsch anzunehmenden Mutterzelle nicht durchführen. Die erwähnte Schicht, in welcher die Fäden sich differenzieren, ist offenbar ein Abscheidungsprodukt der zahlreichen Mesenchymzellen, und folglich kann der einzelne Hornfaden nicht in einer einzigen Mesenchymzelle seinen Ursprung nehmen, wie Klaatsch meinte. In den sogen. Hornfäden haben wir demgemäß keine Gebilde zu erklicken, die in den Zellen entstanden sind, also keine intracelluläre sondern intercelluläre Gebilde.

B. Chemische Untersuchungen.

Bevor ich zu dem histologischen Teil meiner an Selachiern vorgenommenen Untersuchungen übergehe, möchte ich noch zunächst auf die chemische Natur der Hornfäden zu sprechen kommen. Schon früher sind in dieser Hinsicht Untersuchungen angestellt worden, deren Resultate jedoch vielfach untereinander im Widerspruch stehen.

Eine eingehende Analyse wurde von Krukenberg (1886) vorgenommen. Er verwandte bei seinen Untersuchungen Hornfäden von Mustelus teils trocken, teils in Alkohohl konserviert und fand:

1) daß stundenlanges Kochen keine Gelatine- oder Leimbildung hervorruft;

2) daß sie durch Magensaft (Pepsinsalzsäure) bei 38 ° C binnen 6—7 Stunden verdaut werden, und daß Fäden, die vorher weder mit Alkohol noch mit siedendem Wasser behandelt wurden, in reiner Trypsinflüssigkeit tagelang unverändert blieben;

3) daß konzentrierte, kalt angewandte Mineralsäuren (Salpeter-, Schwefel- und Salzsäure) die Hornfäden zum Schrumpfen bringen, konzentrierte Essigsäure wie Ammoniak die Fäden tagelang intakt ließen, desgleichen verdünnte Mineralsäuren, Eisessig und Ammoniak selbst bei anhaltendem Kochen;

4) daß beim Schütteln mit konzentrierter Kalilauge (1 : 1) die spröde gewordenen Fasern schon nach einer Mazerationsdauer von 2—3 Stunden zerbröckeln, aber selbst nach 24 Stunden nicht vollständig aufgelöst wurden;

5) daß nach 10-stündigem und länger fortgesetztem Erhitzen mit 30 ccm destillierten Wassers auf 170—200 ° C in zugeschmolzenem Glasrohre 0,8 g die Hornfäden ihre Struktur gänzlich verloren hatten.

Zu meinen eigenen Untersuchungen verwandte ich Hornfäden von einem 30 cm langen Acanthias, den ich in frischem Zustande von der Nordsee bezog. Die abgeschnittenen Flossen wurden kurze Zeit gekocht und alsdann die Hornfäden einzeln herausgenommen. Fortgesetztes Kochen läßt die Fäden glashell erscheinen, und zwar nehmen sie etwa um ein Drittel ihres Querdurchmessers an Dicke zu. Zu einer Auflösung der Fäden kam es auch nach stundenlangem Kochen nicht; auch geben sie keine leimartigen Substanzen ab, denn an dem Verdampfungsrückstande war keine Leimbildung zu erkennen.

In 10-proz. Kalilauge quollen die Fäden schon nach einer 5 Minuten langen Einwirkung auf und zeigten in unregelmäßigen Abständen Einschnürungen; nach 3-stündiger Einwirkung waren sie vollständig aufgelöst. Sie sind demnach weit empfindlicher gegen Kalilauge als LEYDIG angibt, nach welchem Kalilösung die Hornfäden nicht verändere, sondern sie höchstens etwas blasser mache.

Von den Mineralsäuren (Salpeter-, Schwefel- und Salzsäure) sah ich die stärkste Einwirkung bei Salpetersäure. Konzentrierte, kalt angewandte Salpetersäure rief neben einer deutlichen Quellung eine Gelbfärbung der Fäden hervor, die später in rotbraun überging. Nach mehrstündiger Einwirkung waren die Hornfäden vollständig aufgelöst. — In kalter, konzentrierter Schwefelsäure quollen die Fäden ebenfalls auf und erschienen glashell. Eine Gelbbraunfärbung konnte ich nicht erkennen, wie sie von KRUKENBERG wahrgenommen wurde, vielmehr waren es nur feine Bindegewebsfibrillen, die sich gelbbraun färbten. Nach 24-stündiger Mazeration waren die Fäden noch gut erhalten, eine Auflösung trat aber sofort beim Erhitzen ein. — In konzentrierter, kalter Salzsäure trat bei den Hornfäden ebenfalls eine deutliche Quellung auf. Sie wurden nach 24-stündiger Einwirkung nicht aufgelöst, sondern blieben glashell. Nach kurzem Erhitzen ist aber von der Substanz der Hornfäden nichts mehr zu sehen.

— Durch Essigsäure wurden die Fäden zum Aufquellen gebracht, sie wurden transparent und zeigten Einschnürungen.

Was nun die eigentliche Substanz der Hornfäden angeht, so hält sie LEYDIG für chitinisiertes Bindegewebe. Gegen Chitin spricht das chemische Verhalten zu Alkalien und Säuren; nach GEGENBAUR könnte nur junge Chitinsubstanz, d. h. solche, die gerade den wesentlichen Charakter des Chitins noch nicht erlangt hat, damit verglichen werden. Daß ein dem Chitin nahestehender Körper die Grundlage der Fasern abgibt, könnte immerhin zugegeben werden. Jedenfalls gehört die Substanz der Hornfäden nicht zu den Kollagenen; dies erhellt aus dem Unvermögen, Gelatine oder Leim zu bilden, wie schon KRUKENBERG gefunden hat. Dieser hält die Substanz der Hornfäden für verwandt, vielleicht sogar für identisch mit derjenigen Materie, welche von FREMY (Ann. de Chim. et de Phys., 3. sér., T. 43, 1855) in den Gräten von Fischen wie in Knochen von Wasservögeln nachgewiesen ist und welche mit dem Ossein isomer zu sein schien. Eine Identität der Hornfädensubstanz und der in den Gräten der Fische gefundenen Materie halte ich nicht für wahrscheinlich, denn die Gräten stehen ihrer morphologischen Natur nach den Knochen nahe und enthalten Knochenzellen, wie man sich durch die mikroskopische Betrachtung leicht überzeugen kann.

Die Substanz der sogen. Hornfäden steht offenbar der Substanz der Bindegewebsfasern und insbesondere dem Elastin, also der Substanz der elastischen Fasern, nahe. KRUKENBERG bezeichnet daher die Substanz der sogen. Hornfäden als Elastoidin.

Daß es sich nicht um Hornstoff, sogen. Keratin, handeln kann, ergibt sich sowohl aus dem chemischen Verhalten als auch aus dem histologischen Bildungsmodus. Im nächsten Abschnitt wird gezeigt werden, daß die sogen. Hornfäden nicht ektodermalen, sondern mesodermalen Ursprungs sind. Demgemäß dürfte die Bezeichnung Hornfäden überhaupt ungerechtfertigt erscheinen, denn dieses Wort legt den Irrtum nahe, daß Epidermisgebilde vorlägen. Es wäre besser, diese Fäden im Hinblick auf die von KRUKENBERG mit dem Namen Elastoidin belegte Materie als Elastoidinfäden zu bezeichnen, welche Benennung ich also in Zukunft den sogen. Hornfäden zukommen lasse.

C. Histogenetische Untersuchungen.

Ueber die Entwickelung der Elastoidinfäden in der Selachierflosse im Spezielleren besitzen wir eigentlich nur die Beobach-

tungen von Klaatsch, und ich bin genötigt, seine Ansicht über den Bildungsmodus der Elastoidinfäden in Kürze wiederzugeben. Nach Klaatsch entstehen die Fäden in einzelnen Zellen: „Anfangs ruht die Hartsubstanz in einer Zelle; sie erscheint hier im Protoplasma derselben einer kreisrund begrenzten Vakuole ähnlich, welche analog den Vorgängen in schleimbereitenden Elementen den Kern in eine periphere Lage drängt. Nimmt die Substanz noch mehr zu, so liegt anfangs der Kern, schließlich die Zelle dem Produkte etwa halbmondförmig an. Dann legen sich der Peripherie des Hornstrahls benachbarte, bisher untätige Skleroblasten an, und aus der vereinigten Tätigkeit einer größeren Anzahl von solchen geht, einer cuticularen Bildung ähnlich, der dickere noch lange im Wachstum fortfahrende Hornstrahl hervor."

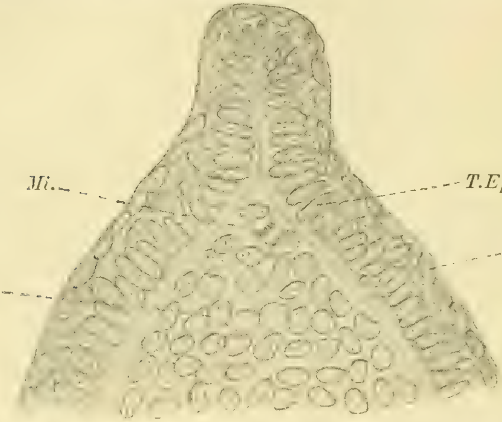
In seinen weiteren Ausführungen geht Klaatsch auf die Herkunft der Skleroblasten der Elastoidinfäden näher ein und sagt, daß man wohl zunächst geneigt sei, sie den Lederhautzellen zuzurechnen, und die Fäden als verhärtete Teile der Coriumgrundsubstanz zu betrachten; er ist aber der Meinung, daß die Skleroblasten vom Ektoderm abstammen.

Bei der großen theoretischen Bedeutung, welche diesem Problem zukommt, erschien eine Nachprüfung dieser Behauptung durchaus nötig.

Im folgenden will ich über meine Resultate berichten und angeben, inwieweit sie mit denen der früheren Autoren übereinstimmen oder von ihnen abweichen. Als Untersuchungsmaterial dienten mir ebenso wie Klaatsch Mustelus laevis, Acanthias vulgaris und außerdem Spinax niger. Untersucht wurden Schnitte sämtlicher Flossen, doch ergaben die Bilder der unpaaren Flossen in bezug auf die Elastoidinfäden von denen der paarigen keine Verschiedenheit.

Betrachten wir zunächst die erste Anlage der Brustflosse bei einem Spinaxembryo von 3,5 cm Länge (Textfig. 1). Von einer Bildung der Elastoidinfäden ist bei diesem Stadium noch keine Spur zu sehen. Das distale Ende der Flossenanlage besteht aus dem Ektoderm und dem Mesoderm, dessen Zellen das Innere der Flosse ausfüllen. Das Ektoderm ist hier 2—3-schichtig. Die unterste Ektodermschicht ist sehr deutlich als Basalschicht ausgebildet. Ihre Zellkerne, die ziemlich dicht aneinander gelagert sind, sind hier durchweg queroval gerichtet, während die Kerne der äußeren Ektodermschichten längsoval, also parallel zur Oberfläche gelagert sind und vereinzelt am Flossenrande etwas ab-

geplattet erscheinen, was bei späteren Stadien deutlicher noch in die Erscheinung tritt. Die Mesodermzellen haben kein regelmäßiges Aussehen. Ihre Kerne haben vielfach eine polygonale Gestalt. An der basalen Ektodermschicht kann man deutlich eine Grenzlinie erkennen, die Ektoderm und Mesoderm voneinander scheidet. Die



Textfig. 1. *Mes.* Mesoderm, *Mi.* Mitose, *O.Ep.* und *T.Ep.* obere und tiefe Schicht der Epidermis.

tiefe Ektodermschicht verdient besondere Aufmerksamkeit, soll sie doch nach KLAATSCH die Matrix für die nach innen davon liegenden Mesodermzellen sein. Nach seinen Beobachtungen „läßt sich Schritt für Schritt verfolgen, daß die Zellen der tiefen Ektodermschicht, aus ihrem Verbande ausscheidend, sich dem Achsengewebe der Flosse zugesellen; entsprechend der Stelle, wo von beiden Seiten her die tiefe Ektodermschicht zum freien Flossensaum zusammenschließt, hört im vorliegenden Stadium jegliche Abgrenzung von Ektoderm und Mesoderm auf."

Der Zusammenhang des Flossenmesoderms mit dem Ektoderm soll nach KLAATSCH am freien Rande der Flosse sowohl bei Mustelus- als auch bei Acanthiasembryonen stets deutlich ausgeprägt gewesen sein.

Ich konnte mich bei meinen Untersuchungen nur vom Gegenteil überzeugen. Es ließ sich jene Grenzlinie, die das Ektoderm vom Mesoderm scheidet, stets mit großer Deutlichkeit verfolgen, ohne daß der Zusammenhang irgendwo eine Unterbrechung erfahren hätte. In Textfig. 1 ist auch an jener kritischen Stelle eine Mitose im Mesoderm zu sehen, die durch ihre Achsenstellung beweist, daß es sich nicht etwa um eine ausgewanderte Ektoderm-

zelle handelt. Dasselbe gilt von den Mitosen, die auf anderen Schnitten im Mesoderm und im Ektoderm zu bemerken waren. Deshalb muß ich mich der Ansicht jener Autoren anschließen, die der Theorie von Klaatsch entgegengetreten sind.

Betrachten wir nun das nächstfolgende Stadium (Taf. 28, Fig. 1), einen Querschnitt durch die Brustflosse eines Spinaxembryo von 4,5 cm Länge. Auf den ersten Blick ist man versucht anzunehmen, daß es sich um ein jüngeres Stadium handeln könnte. Das Ektoderm ist vorwiegend einschichtig, doch hat die Gestalt der Zellen eine deutliche Umwandlung erfahren; die Kerne haben eine mehr kubische Form angenommen. Doch ist auch hier die basale Begrenzungslinie des Ektoderms deutlich zu verfolgen. Im Mesoderm findet offenbar zu dieser Zeit eine starke Zellvermehrung statt. Die Zellen der oberen Mesodermschicht haben sehr stark an Zahl zugenommen. Diese Kerne haben eine längliche Gestalt, während die in der tiefer gelegenen Mesodermschicht mehr kubisch geformt sind. Zwischen dem Ektoderm und der obersten Mesodermschicht sehen wir in der ganzen Ausdehnung eine schmale, streifenförmig verlaufende, am Objekt bläulich gefärbt erscheinende, homogene Zone. Das nächste Stadium (Taf. 28, Fig. 2) läßt erkennen, daß wir in ihr die Bildungszone der Elastoidinfäden zu erblicken haben. Es fragt sich nun, woher stammt diese homogene Schicht. Ihrer Lage gemäß ist sie der obersten Zellreihe des Mesoderms zuzuschreiben. Sie stellt offenbar das Ausscheidungsprodukt jener modifizierten Mesodermzellen dar, die sich schon durch ihre Gestalt von den andern unterscheiden. Daß jene Schichte ektodermalen Ursprungs sein könnte, dagegen spricht die basale Grenzlinie des Ektoderms, die sich überall deutlich verfolgen läßt, sowie auch der fernere Gang der Entwickelung der Elastoidinfäden.

Wenn man davon absieht, daß Klaatsch die modifizierten Mesodermzellen von dem Ektoderm herleitet, so kann ich mich mit ihm insofern ganz einverstanden erklären, als er ebenfalls die vorhin erwähnte homogene Schicht erkannte, in welcher die „Hornfäden“ ihren Ursprung nehmen [1]).

1) Klaatsch schreibt: „Die ektogene Zellmasse zeigt auf dem Durchschnitt etwa 3—4 Reihen von Kernen übereinander. Sie grenzt peripher unmittelbar an das Ektoderm. Zwischen beiden erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung eine sehr deutliche, wenn auch schmale Zone. Man könnte dieselbe fast für eine Basalmembran der Epidermis halten, träten nicht in ihr nunmehr Dif-

Wir sehen an Fig. 2 (Taf. 28) auf der linken Seite Elastoidinfäden, auf der rechten Seite noch die homogene Schicht; betrachtet man das Uebergangsgebiet, so erkennt man, daß sich die Fäden in der homogenen Schicht differenzieren; sie sind bei ihrer ersten Anlage kaum von derselben zu unterscheiden, weil sie ihr im Lichtbrechungsvermögen noch ganz nahe stehen; erst bei etwas weiterer Ausbildung erscheinen sie stärker lichtbrechend und scharf konturiert.

Ein weiteres Entwickelungsstadium zeigt uns Fig. 3. (Taf. 28) Auf den ersten Blick sehen wir, wie sich aus jener vorhin erwähnten Schicht Elastoidinfäden differenziert haben. Es dürfte wohl kaum ein Zweifel über die Zugehörigkeit dieser Gebilde bestehen können, nachdem schon vorhin darauf hingewiesen wurde, daß jene dünne Schicht, aus der die Elastoidinfäden entstehen, von der obersten Zellschicht des Mesoderms ausgeschieden ist.

Die Elastoidinfäden nehmen sehr bald an Größe zu; innerhalb ihrer Entstehungszone sehen wir bald von der homogenen Schicht überhaupt nichts mehr. Sie ist, wie notwendigerweise angenommen werden muß, in die Substanz der Elastoidinfäden aufgegangen. Diese bilden sodann in ihrer Entstehungszone eine Reihe, wie dies Fig. 3 (Taf. 28) zeigt. In diesem Stadium der Entwickelung ist von einer Muskelanlage innerhalb der Flosse noch keine Spur zu sehen.

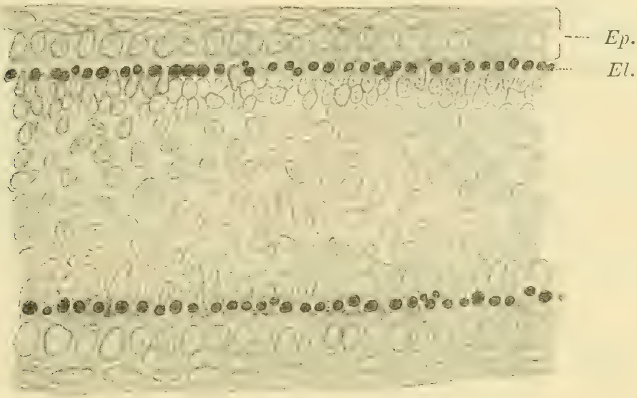
Einen Querdurchschnitt durch die Brustflosse eines Acanthiasembryo von 5,5 cm Länge zeigt uns Textfig. 2. Das Ektoderm besteht aus einer unteren Basalschicht, deren Zellkerne durchweg polygonal gestaltet sind, und aus einer äußeren, aus 1—2 Zelllagen bestehenden Schicht, deren Kerne eine längsovale Form besitzen. Auch auf diesem Querschnitt ist die basale Be-

---

ferenzierungen auf, die ihr eine andere Bedeutung zusprechen. In dieser Grenzschicht entstehen bei Mustelusembryonen von 4 cm Länge die ersten Hornstrahlen. Sie erscheinen zunächst als außerordentlich feine, kreisrunde Stäbchen, deren Durchmesser einander völlig gleichen. Sie sind weit kleiner als die Zellkerne. Nach der Lage dieser Gebilde könnte man zunächst noch zweifelhaft sein, wohin sie gehören. Man könnte sie für Differenzierungen des basalen Teils der Epidermiszellen halten, wenn nicht der weitere Entwickelungsgang mit aller Entschiedenheit sie den nach innen liegenden Zellen zuwiese. Zwischen die Masse der letzteren hinein entfalten sich nämlich die jungen Hornstrahlen, wobei sie samt den sie allmählich umhüllenden Bildungszellen von der Epidermis abgedrängt werden."

grenzungslinie gegen das Mesoderm beziehungsweise gegen die Elastoidinfädenzone überall deutlich zu verfolgen. Die obere Mesodermschicht zeigt eine dichte Menge vertikal gerichteter Zellen, während sich im Inneren des Flossensaumes lockeres Mesenchym befindet. Man sieht die Reihe der Elastoidinfäden.

Bald nach der Anlage der Elastoidinfäden drängen sich die Kerne der Mesenchymzellen an die Fäden heran und dringen



Textfig. 2. *Ep.* Epidermis, *El.* Elastoidinfäden.

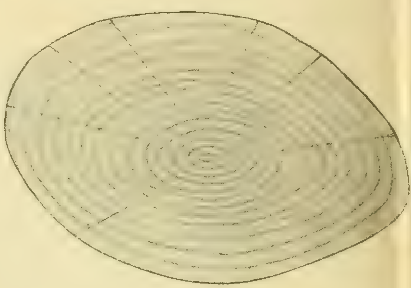
zwischen dieselben ein (Taf. 28, Fig. 4). Infolgedessen werden die Fäden vom Ektoderm abgedrängt und von Mesenchymzellen (Skleroblasten) umgeben. Das weitere Wachstum der Elastoidinfäden wird von den jeden Faden einschließenden Skleroblasten durch Apposition unterhalten, indem die von dem Skleroblastenring ausgeschiedene Hartsubstanz immer wieder von außen her auf den Faden aufgelagert wird. Daraus ergibt sich, daß die dickeren Fäden einen geschichteten Bau haben, wie dies durch Textfig. 4 illustriert wird, welche den Querschnitt durch einen Elastoidinfaden eines 30 cm langen Acanthias darstellt.

Auf Schräg- und Längsschnitten kann man erkennen, wie die Elastoidinfäden von Skleroblasten umgeben werden. Textfig. 3 stellt einen Schrägschnitt durch die Bauchflosse eines 4,5 cm langen Spinaxembryo dar. Das Ektoderm ist hier vom Mesoderm losgelöst. In dem Zwischenraum sieht man die schräggetroffenen Elastoidinfäden, denen zum Teil noch Skleroblasten anhaften. Fig. 5 (Taf. 28) zeigt einen Längsschnitt durch die Rückenflosse eines 10,5 cm langen Embryo von Spinax niger. Die Epidermis besteht aus einer basalen Schicht, deren Zellkerne wie in

früheren Stadien mehr kubisch geformt sind, und 2—3 darüber gelagerten peripheren Schichten, deren Zellkerne längsovale Gestalt haben. Der Elastoidinfaden liegt noch dem Ektoderm an; er ist an derjenigen Seite, welche dem Ektoderm zugewendet ist,



Textfig. 3.



Textfig. 4.

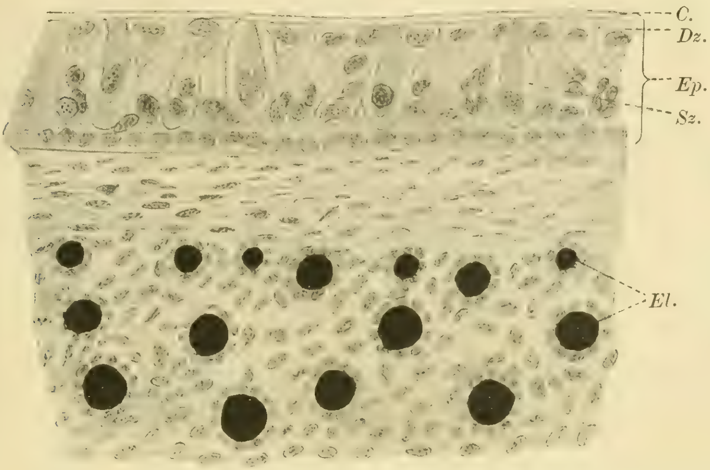
Textfig. 3. *El.* Elastoidinfäden, *Scl.* Skleroblasten.
Textfig. 4. Querschnitt eines Elastoidinfadens eines 30 cm langen Acanthias.

noch nicht von Mesenchymzellen umgeben, während er im übrigen von zahlreichen Mesenchymzellen bekleidet ist. Wenn der Faden sich vom Ektoderm entfernt und in das Mesenchym eingelagert wird, findet man ihn ringsum von Mesenchymzellen umschlossen (Taf. 28, Fig. 6).

Fig. 7 (Taf. 28) zeigt einen Querschnitt durch die Basis der Brustflosse eines 4,5 cm langen Spinaxembryo. Man sieht rechts die Elastoidinfäden noch nahe am Ektoderm liegen, links sind sie schon völlig von Mesenchymzellen umschlossen und werden außerdem von Mesenchym, welches vom Körper her in die Flosse vordringt, noch weiter vom Ektoderm abgedrängt.

Das letzte Entwickelungsstadium der Elastoidinfäden zeigt uns Textfig. 5. Wir sehen hier einen Querschnitt durch die Rückenflosse eines 14 cm langen Mustelus laevis. In diesem Stadium haben bedeutende Differenzierungen stattgefunden. Als äußere Begrenzung der Epidermis tritt zunächst ein deutlicher Cuticularsaum hervor, der bis dahin nur andeutungsweise vorhanden war. Unmittelbar unter dem Cuticularsaum liegen Zellen, die an denselben mit breiter Basis anstoßen und nach innen zu sich zuspitzen, um zwischen die tieferen Ektodermzellen sich einzufügen. Die Kerne dieser sogenannten Deckzellen, wie Klaatsch

sie bezeichnet hat, sind relativ groß und weniger intensiv gefärbt. Eine besondere Eigentümlichkeit der Epidermis besteht in dem Auftreten von mehrkernigen Riesenzellen. Die Umwandlung der ursprünglichen Zylinderzelle erfolgt durch mehrfache Kernteilung. Da der Kern vor der Teilung schon ungewöhnliche Größe besitzt, haben auch die Tochterkerne, die im Verbande der Zelle verbleiben, eine ziemliche Größe. Außerdem



Textfig. 5. *El.* Elastoidinfäden, *C.* Cuticula, *Dz.* Deckzellen, *Ep.* Epidermis, *Sz.* Schleimzellen.

ist in der Epidermis das Auftreten von Riesenschleimzellen zu sehen, die aus den Riesenzellen ihre Entstehung nehmen. Der Becher der Schleimzelle, der sich vielfach nach außen hin verjüngt, erreicht bald mit schmaler Oeffnung den Cuticularsaum, bald tritt er fast mit seiner ganzen Breite an die Oberfläche heran. Der kontinuierlich darüber sich fortsetzende Cuticularsaum wird jetzt stärker und zeigt eine senkrechte Strichelung. Die basale Zellschicht des Ektoderms zeigt noch ihr gewöhnliches Aussehen und ihre scharfe Abgrenzung gegen das Mesoderm. Zwischen Ektoderm und Elastoidinfädenzone finden wir jetzt eine ziemlich breite Gewebsschicht, die sich als eine Fortsetzung der Cutis vom Körper her an der Basis der Flosse eingeschoben hat. Die anfangs unter dem Ektoderm gelegene, dichte mesenchymatische Zellschicht, aus welcher die Elastoidinfäden hervorgingen, ist nach innen gerückt. Die Elastoidinfäden, die jetzt bedeutend an Größe zugenommen haben, liegen in mehreren Schichten übereinander.

Ihr Größenverhältnis ist verschieden. Die am tiefsten gelegenen haben den größten Umfang. Jeder Elastoidinfaden ist von einem Skleroblastenring umgeben.

Fasse ich zum Schlusse den Entwickelungsgang der Elastoidinfäden der Selachier zusammen, so ergibt sich folgendes:

1) Die Elastoidinfäden entstehen intercellulär und differenzieren sich aus einer homogenen Schicht.

2) Diese homogene Schicht ist das Ausscheidungsprodukt von modifizierten Mesenchymzellen, die wir Skleroblasten nennen können. Letztere sind rein mesodermalen und nicht ektodermalen Ursprungs.

3) Die Elastoidinfäden, welche anfangs unmittelbar der obersten Zellage des Mesoderms anliegen, werden durch sich dazwischen schiebende Mesenchymzellen nach innen zu verlagert. Weiterhin wird jeder Faden ringsum von Mesenchymzellen umgeben.

4) Das weitere Wachstum der Elastoidinfäden erfolgt durch Apposition von seiten der die Fäden einschließenden Mesenchymzellen. Daher haben diese Fäden einen geschichteten Bau.

II. Teil. Die Entwickelung der Elastoidinfäden und der Flossenstrahlen bei den Teleosteern.

A. Historische Betrachtung.

Auch bei den Knochenfischen kommen Elastoidinfäden vor, welche offenbar denjenigen der Selachier homolog sind. Sie gehören aber sozusagen zu den rudimentären Organen; denn sie sind funktionell von geringer Bedeutung, da die knöchernen Flossenstrahlen an ihre Stelle treten; allerdings bleiben sie bei manchen Knochenfischen im peripheren Teil der Flosse erhalten.

Bevor wir die Entwickelung der Elastoidinfäden und der Flossenstrahlen und ihre beiderseitigen Beziehungen verfolgen, wollen wir zunächst auf die Ansichten der älteren Autoren eingehen.

Lotz (1864) kommt bei seinen Untersuchungen an Salmo salar zu folgendem Resultat: „Im übrigen erscheinen die Flossenstrahlen ganz homogen und nur am Ende ausgefasert in jene feinen primitiven Strahlen (Hornfäden). Essigsäure läßt jedoch erkennen, daß sie in ihrer ganzen Länge nur aus einem Büschel solcher feinen Strahlen bestehen, deren Entstehung noch in das Eileben des Tieres fällt.“

Gegenbaur (1865) bespricht die zwischen Elastoidinfäden und Flossenstrahlen bestehenden Beziehungen, indem er sagt: „Insofern

die Hornfäden den Flossenstrahlen der Knochenfische entsprechen sollen, so besteht allerdings in der Lokalität des Vorkommens und in der Art des ersten Auftretens jener Strahlen einige Aehnlichkeit. Der Unterschied wird aber dadurch gebildet, daß auch die stärksten jener Fäden keine sie durchsetzenden Kanälchen aufweisen und daß sie bei den Selachiern immer in mehrfachen Lagen, die stärksten zu innerst, die feineren nach außen vorkommen, welche Schichtung bei den Flossenstrahlen niemals sich findet.“ — „Wenn die Hornstrahlen auch die Flossenstrahlen funktionell ersetzende Gebilde sind, so bestehen beide Gebilde doch bis jetzt ohne alle Vermittlung, und die Hornfäden können als Vorläufer der knöchernen Radien betrachtet werden, welche schwinden, wenn die knöchernen Bildungen an ihre Stelle treten.“

Baudelot (1873) fand, daß die sukzessive Neubildung von Gliedern nur am freien Ende der Flossenstrahlen erfolgt. Dieses soll in seiner Textur die gleiche Beschaffenheit besitzen, wie die embryonale Flosse, indem es aus einem Netzwerk von Bindegewebe und darin eingebetteten Hornfäden zusammengesetzt ist.

O. Hertwig (1876) macht in seiner Abhandlung über das Hautskelett der Fische folgende Angaben bezüglich der Flossenstrahlen: „An der Basis sind dieselben einfach, nach der Peripherie zu zerfallen sie dagegen in eine Anzahl feinerer, nach und nach dünner werdender Strahlen, indem sie sich gleichsam mehrmals hintereinander dichotomisch teilen. Jeder Flossenstrahl wird von zwei Reihen von quadratischen oder oblongen Knochenplättchen gebildet, die, je einer Seite des Integuments angehörig, einander gegenüber liegen.“ — „Sie bestehen aus echter Knochensubstanz mit einzelnen Knochenkörperchen.“ — „Unter dem Mikroskop sieht man, wie in einiger Entfernung vom Rande (der Flosse) die Flossenstrahlen aufhören und in ihrer Verlängerung Bündel von parallelen, ziemlich dicken, glänzenden Fäden auftreten. Dieselben bestehen aus einer vollkommen homogenen, strukturlosen Substanz. Indem sie divergieren, dringen sie bis in den feinsten Flossensaum ein, verdünnen sich allmählich und enden zugespitzt.“ — „Man hat diese Gebilde, die bei den Selachiern und Dipnoi in reicherer Entfaltung den Flossen zur Stütze dienen, als Hornfäden bezeichnet.“ — „In einiger Entfernung von der Peripherie werden die Hornfäden oberflächlich mit einer dünnen sklerosierten Gewebslage überzogen. Dieselbe bildet ein ganz dünnes Schleierchen, durch welches das unterliegende Bündel Hornfäden deutlich durchschimmert.“ Nach den weiteren Beobachtungen von Hertwig verknöchert das zwischen den Hornfäden befindliche Gewebe und schreitet diese Verknöcherung nach abwärts weiter fort. Die Hornfäden sind in die Zusammensetzung des Plättchens mit hineingezogen worden, und sind darin noch deutlich nachzuweisen. Bei dem nächsten Flossenplättchen ist dies nicht mehr möglich, da Hornfäden und einhüllendes Bindegewebe in eine homogene Knochensubstanz umgewandelt sind. Nach Hertwig sind die hier beschriebenen Veränderungen an dem Ende eines jeden Flossenstrahles wahrnehmbar.

Hieraus schließt er, daß an der Peripherie der gesamten Flosse eine schmale Zone besteht, an welcher ein Weiterwachstum stattfindet und daß sich innerhalb dieser Wachstumszone in dem Auftreten von Hornfädenbündeln ursprüngliche Verhältnisse erhalten, die an das primäre Flossenskelett der niedriger organisierten Fischordnungen, der Selachier und Dipneusten, Anknüpfungspunkte bieten.

Swirski (1880) vertritt die Ansicht, daß die Flossenstrahlen durch das Zusammenwachsen der Hornfäden gebildet werden.

Ryder (1882) behandelt eingehend die Elastoidinfäden bei den Teleosteern, die er „Actinotrichia" bezeichnet: „They either atrophy together with the atrophied portions of the median folds, or they persist as in the adipose fins of Salmo, Amiurus etc., or they coalesce and become enveloped by a homogeneous substance to form permanent rays, or they become more or less covered by the mesoblast, and some finally atrophy."

Eine genaue Darstellung der Entwickelung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleosteer gibt uns Harrison (1893). Als Untersuchungsobjekt benutzt er Salmo salar. Die erste Entwickelung der Fäden findet einige Tage vor dem Ausschlüpfen des Embryo statt. Die Elastoidinfäden gehen nach Harrison aus zahlreichen, aber sehr kleinen Körnchen hervor, die in den Fortsätzen von Mesenchymzellen eingebettet liegen. Diese Fortsätze sollen unter sich ein Netzwerk bilden. Durch eine von den ursprünglichen Zellfortsätzen produzierte Grundsubstanz werden später die Körnchen nach Harrison aneinander gereiht und treten als ausgeprägte Fäden hervor. Von besonderer Bedeutung ist der Umstand, daß auch dieser Autor wie fast alle anderen den mesodermalen Ursprung der Elastoidinfäden hervorhebt.

Da die Elastoidinfäden öfters mit elastischem Gewebe verglichen werden, so versuchte Harrison die Einwirkung des Orcein, welches bekanntlich ein charakteristisches Färbemittel für elastische Fasern ist. Das Resultat war, daß die Fäden gefärbt erschienen und in ihnen die Körnchen sich noch durch dunklere Färbung hervorhoben, obgleich keine so deutlichen und charakteristischen Bilder wie bei elastischem Gewebe selbst erhalten werden konnten.

Bezüglich des Wachstums der Elastoidinfäden in die Länge weist Harrison darauf hin, daß an beiden Enden neue Körnchen hinzukommen, welche sich immer mit den ursprünglichen Fäden dadurch fest verbinden, daß die protoplasmatischen Fortsätze sich in hornige Substanz umwandeln. Das Dickenwachstum erklärt er durch eine Ablagerung von Grundsubstanz, welche konzentrisch um den ursprünglichen Faden sich anlagert. Die weitere Entwickelung dieser Fäden ist nach Harrison an die Ausbildung gewisser auffallender Mesenchymzellen geknüpft, deren Bedeutung zuerst von Ryder (1882) vermutet wurde und der ihnen auch den Namen Pterygoblasten gegeben hat. Harrison ist der Ansicht, daß die Pterygoblasten für das Wachstum der Hornfäden von beträchtlicher Wichtigkeit insofern seien, als sie wahrscheinlich hauptsächlich die Masse absondern, durch welche die Fäden an Dicke zunehmen.

Die Entwickelung der Flossenstrahlen gestaltet sich nach Harrison folgendermaßen: „An den Stellen, an denen die Flossenstrahlen später auftreten, sind die Hornfäden, welche vorher nahe an der Epidermis lagen, mehr oder weniger tief in das Mesenchym eingebettet, während sie an allen anderen Stellen noch ihre ursprüngliche Lage dicht unter der Basalmembran und hart an der unteren Epidermisschicht beibehalten haben.“ Als Flossenstrahlbildner bezeichnet Harrison jene Zellen, die zwischen die Hornfäden und die Epidermis resp. der Basalmembran eindringen und die beträchtlich an Größe zunehmen. Er nennt sie Osteoblasten, da sie später das Periost bilden und ihrer Funktion nach mit der Bildung des Flossenstrahlgewebes verbunden sind.

Die ersten Spuren der Flossenstrahlen entstehen nach Harrison als sehr feine, schwarze, das Licht brechende Körnchen innerhalb des Protoplasmas der Osteoblasten nahe an der Peripherie ihrer Mutterzelle. Sobald die Körnchen im Laufe der Entwickelung an Größe zunehmen, soll in dem Zellprotoplasma eine Degeneration oder Transformation stattfinden, wobei sich eine homogene Grundsubstanz bildet, in welcher die Körnchen liegen. Die Strahlen werden nicht auf einmal in ihrer ganzen Länge angelegt. Ihre Bildung beginnt zu einer Zeit, in der die Flossen noch sehr klein sind. Der älteste Teil der Strahlen liegt im basalen Teil der Flosse. Harrison hält die Auffassung von Lereboullet und Mc. Intosh and Prince, daß das Wachstum der Strahlen in zentripetaler Richtung erfolge, für schwer verständlich, da doch die Bildungszellen an der Peripherie der Flosse liegen, wenn diese zu wachsen beginnt. Auch weist Harrison darauf hin, daß die Osteoblasten schon eine geraume Strecke vor den ersten Spuren der zugehörigen Strahlen zu erkennen sind und sich von dem übrigen Mesenchym durch ihre größere Gestalt und die Beschaffenheit ihres Kernes unterscheiden. An einer Serie von Schnitten eines ziemlich ausgewachsenen Embryos sollen sodann alle möglichen Stadien in der Entwickelung dieser Strahlen zu sehen sein, von den ältesten an der Basis bis zu dem Punkte an der Flossenperipherie, wo die Körnchen abgelagert werden. Genau wie die Hornfäden durch Mesenchymzellen aus ihrer ursprünglichen Lage von der Epidermis entfernt werden, werden nach Harrison auch die Flossenstrahlen durch das Vordringen von Mesenchymzellen in die Tiefe der Flosse verlagert.

Während Ryder die Flossenstrahlen durch Vereinigung der Hornfäden entstehen läßt, die von einer homogenen Grundsubstanz umgeben werden, ist Harrison anderer Meinung. Wenn die Osteoblasten die Abscheidung der Knochenstrahlen beginnen, so werden einige nahe der Epidermis zurückgebliebene Hornfäden, da sie im Wege liegen, mehr oder weniger von der Strahlensubstanz umgeben.

Im Gegensatz zu der Harrisonschen Anschauung über den Entwickelungsmodus der Flossenstrahlen steht die Auffassung von Klaatsch (1894). Nach ihm sieht man auf Längsschnitten der Flosse den freien Saum derselben ausschließlich von der Epidermis

gebildet und in dieser Zellmasse erkennt man die Anfänge der knöchernen Strahlen. Bezüglich ihrer Lage zur Epidermis gewinnt man nach Klaatsch an Schnitten Aufschluß, die senkrecht zu denselben geführt sind. Hier sieht man, daß die Epidermis nach innen zu gegen die bindegewebige Achse der Flosse prominiert, und daß einer jeden Vorragung ein Knochenstrahl zugehört. Die letzteren erscheinen auf dem Durchschnitt sichelförmig nach außen konvex. Sie werden allseitig von Skleroblasten umhüllt. So entsteht der doppelseitige Beleg mit Knochenstrahlen, den jede Flosse aufweist. Wie lange der direkte Zusammenhang der Knochenstrahlen mit der Epidermis erhalten bleibt, wurde von Klaatsch nicht untersucht. Der rein ektodermale Saum erhält sich jedenfalls so lange, als die Flosse wächst, stellt er doch die Bildungszone für die neuen Flossenstrahlen dar. In mancher Hinsicht sind nach Klaatsch die Verhältnisse des sekundären Flossenskeletts bei den Teleosteern viel einfacher als die der Hornstrahlen. Während letztere sich vom freien Rand aus in die Flosse entwickeln, kann man sich die Flossenstrahlen als lokale leistenartige Verdickungen der Basalmembran vorstellen, welche nicht nur am Saum, sondern auch an der ganzen Seitenfläche der Flosse mit der Epidermis zusammenhängen.

Dieser Auffassung von Klaatsch tritt Harrison (1894) nicht ohne Grund entgegen. „As there are no figures given in Dr. Klaatschs paper to illustrate the development ef the fin-rays, I find it difficult to unterstand his meaning. I am able to explain his account of their development only by the conjecture, that the material at his disposal was not in sufficiently good histological condition to show all details clearly."

Während nach Klaatsch die an der Flossenstrahlbildung beteiligten Zellen, die dieser Skleroblasten genannt hat, aus dem Ektoderm stammen sollen, gehören sie nach der Auffassung von Harrison, der sie als Osteoblasten bezeichnet, dem Mesenchym an.

Einen ganz eigenartigen Standpunkt über die Herkunft der an der Entwickelung der knöchernen Flossenstrahlen beteiligten Zellen vertrat Aurel von Szily in seiner ersten Arbeit (1907). Jedoch muß ich bemerken, daß dieser Autor noch in demselben Jahre den Irrtum in der Deutung seiner Befunde einsah und zu berichtigen suchte.

Szily leitete die Flossenstrahlen aus dem Ektoderm ab. Er unterschied in der Epidermis zwei Schichten, nämlich eine tiefste Zellenlage, die einem Zylinderepithel gleicht und die höheren Zellenlagen. Dazwischen glaubt Szily eine membranartige Grenzschicht zu finden. Untersucht man diese Stelle bei starker Vergrößerung, so glaubt dieser Autor annehmen zu müssen, daß die eigentliche Epidermis nur bis an die erwähnte Membran heranreicht, während die darunterliegende Schicht trotz der epithelialen Anordnung ihrer Zellen der ektodermalen Bekleidung der Flosse nur unmittelbar anliegt, nicht aber die basale Zellschicht der letzteren darstellt. An einem etwas älteren Stadium tritt nach Szily in der

Epidermis ein Spaltraum auf. Was diese Ablösung betrifft, so ist nicht feststehend, „ob sie in dem Umfange auch in vivo vorhanden war“, doch hält sich SZILY durch die gemachten Befunde für berechtigt, „in der leichten Ablösbarkeit eine neue Etappe jener Umwandlungen zu sehen, welche diese Zellschicht in den nächsten Stadien einschlägt“. Die erste Anlage des knöchernen Flossenstrahles erscheint in Form einer schmalen Spange, die nach SZILY nicht etwa, wie man erwarten sollte, dem Ektoderm aufliegt, sondern zwischen der basalen, different gewordenen Zellenlage und der übrigen Epidermis sich anlegt. Durch diesen Befund glaubte SZILY den Nachweis der Abstammung der knochenbildenden Zellen vom Ektoderm erbracht und zugleich eine Lücke in den Beobachtungen früherer Untersucher ausgefüllt zu haben. Allgemein nahm man bis dahin an, daß die ursprünglich der Epidermis hart anliegenden Hornfäden im Anschluß an die Entwickelung der knöchernen Flossenstrahlen in die Tiefe verlagert würden, und zwar durch sich zwischenschiebende Mesenchymzellen. Demgegenüber behauptet SZILY: „daß diese Zellen nichts anderes darstellen, als die sich abspaltende basale Zellschicht der Epidermis. Sie sind von Haus aus Epithelzellen und nicht, wie HARRISON will, Mesenchymzellen, die erst sekundär zu epithelähnlichen Gebilden werden.“

Wie wenig stichhaltig diese von SZILY aufgestellte Theorie über die Bildung der knöchernen Flossenstrahlen gewesen ist, erhellt daraus, daß er, wie ich schon eingangs bemerkte, noch in demselben Jahre seinen Irrtum einsah, indem er sagte: „In einer unlängst erschienenen Arbeit berichtete ich über eigentümliche Differenzierungen der Epidermisanlage bei Forellenembryonen —, Differenzierungen, die ich im Sinne einer direkten Beteiligung der Epidermis an der Bildung der Knochensubstanz der Flossenstrahlen deuten zu müssen glaubte. Unausgesetzt fortgeführte Untersuchungen haben mich nun aber belehrt, daß diese Deutung der Befunde aber nicht richtig war und eine Abänderung erfahren muß.“

Ohne auf die Erwägungen einzugehen, durch die SZILY zu seiner irrtümlichen Auffassung von nebeneinander gestellten Entwickelungsstadien gelangte, möge hier nur das Ergebnis seiner letzten Untersuchung angegeben sein. „Meine neuen, namentlich auf die Schnittrichtung günstigeren Präparate haben mir gezeigt, daß vor dem Auftreten der Flossenstrahlen Mesodermzellen sich zwischen die Hornfäden und die Epidermis eindrängen und eine flache Coriumpapille bilden, die von jener basalen Lage der Epidermis bedeckt wird. Es hat sich ferner, ebenfalls bevor die Flossenstrahlen als solche deutlich unterscheidbar sind, eine Basalmembran nachweisen lassen, die die innere Abgrenzung jener basalen Zellschicht bildet. Und da später die Flossenstrahlen in ihrer ersten Form mit dieser Basalmembran zusammenhängen, ja fast nur als lokale Verdickungen derselben erscheinen, so ergeben sich die Schlüsse: 1) daß die hohe basale Lage der Epidermis nicht abgelöst wird, sondern im Verbande mit der übrigen Epidermis bleibt, aber bei der Bildung der

Flossenstrahlen sich wieder abflacht, so daß sie dann als besondere Schicht nicht mehr auffällt; 2) daß die Flossenstrahlen nicht außen sondern innen von ihr entstehen, und 3) daß die Flossenstrahlen in der Hauptsache Bildungen der Zellen der Coriumpapille sind, jener epithelähnlich angeordneten Zellage, die ich früher fälschlich für die abgelöste basale Epidermisschicht gehalten habe".

Sodann weist Szily auf Momente hin, aus denen hervorgehen soll, daß die Epidermis doch nicht ganz unbeteiligt bei der Bildung der Flossenstrahlen ist. Zunächst spreche schon die Tatsache dafür, daß die Differenzierung dieser basalen Epidermisschicht die Bildung der Knochenstrahlen überhaupt einleitet, und daß sich erst als zweite Phase die Vordrängung mesodermaler Elemente zwischen Epidermis und Hornfäden anschließt. „Zweitens der Umstand, daß schon in dem Stadium, wo die Hornfäden der kräftig entwickelten basalen Zellschicht, die sich gerade zu segmentieren beginnt, noch unmittelbar anliegen, also vor dem Auftreten der Coriumpapillen diese Zellschicht Veränderungen zeigt, die in gewisser Beziehung an die Vorgänge erinnern, die O. Hertwig bei der Bildung der Plakoidschuppe beschrieben hat. Die Kerne der Zylinderzellen rücken ein wenig von der inneren Oberfläche der Epidermis ab, und das Protoplasma der basalen Zellpole zeigt eine erhöhte Färbbarkeit, so daß der Eindruck einer beginnenden Zellabsonderung erweckt wird. Drittens der Umstand, daß die Hartsubstanz der Flossenstrahlen gerade an den Stellen in die Erscheinung tritt, wo die basale Zellschicht ihre mächtigen Verdickungen zeigt, und daß Hand in Hand mit der Entstehung der Hartsubstanz die basalen Zellen niedriger werden, wobei die jugendlichen Knochenspangen sich an die durch Rückbildung der Zellstreifen gesetzten Rillen vollständig anschmiegen".

Zum Schluß bespricht Szily noch die Beziehungen der Flossenstrahlen zu den Elastoidinfäden: „Die Entdeckung von Vogt u. a., daß Hornfäden auch in den Flossen und den unpaaren Flossensäumen der Knochenfischembryonen vorkommen, also an Stellen, an denen später die knöchernen Strahlen vorgefunden werden, mußte den Gedanken an eine Beziehung beider Gebilde zueinander erwecken, und einige Autoren waren geneigt, die Knochenstrahlen aus einer Verschmelzung der Hornfäden entstehen zu lassen." Diese zuerst von Lotz ausgesprochene und dann von Ryder angenommene Ansicht hält Harrison nicht für zutreffend. Nach seiner Ansicht verdanken sowohl Hornfäden als Flossenstrahlen einer ähnlichen oder gleichen Zelltätigkeit ihren Ursprung, eine Vereinigung beider sei nur ein Spiel des Zufalles, auch seien jene Fälle von Vereinigung der Fäden und Strahlen nur auf die Basis der Flosse beschränkt. Demgegenüber fand Szily an der Basis der Flossenanlage niemals eine Einschmelzung von Hornstrahlen. Die Bildung der Flossenstrahlen scheint demnach in der ganzen Ausdehnung der mächtigen „Schmelzmembran" unabhängig von den Hornstrahlen vor sich zu gehen, wie Szily glaubt. Bei älteren Embryonen hingegen sieht man in der Peripherie eine deutliche

Einschmelzung der hier ganz dünnen Hornfädchen. Es handelt sich um die peripherischen Strahlen, über deren Anlagen die basale Schicht der Epidermis nur eine geringe Entwickelung aufweist. Eine bestimmte Gesetzmäßigkeit zwischen der Vereinigung der Hornfäden und der Bildung der Flossenstrahlen konnte Szily nicht feststellen, doch bezweifelt er, daß ihre Beziehungen nur rein äußerliche, dem Spiel des Zufalls unterworfene sind, wie Harrison glaubt.

B. Eigene Beobachtungen.

Nachdem wir die Ansichten früherer Autoren kennen gelernt haben, komme ich zur Darlegung meiner eigenen Befunde. Ich bemerke im voraus, daß die Entstehung der Elastoidinfäden (sogen. Hornfäden) bei den Knochenfischen in ganz ähnlicher Weise vor sich geht wie bei den Selachiern. Die Entwickelung der knöchernen Flossenstrahlen zeigt in den ersten Anfängen eine gewisse Aehnlichkeit mit der Bildung der Elastoidinstrahlen, ist aber offenbar ein davon unabhängiger Vorgang.

Als Untersuchungsobjekt verwandte ich die Schwanzflosse von Forellenembryonen, da in ihr bekanntlich die Elastoidinfäden verhätnismäßig frühzeitig sich entwickeln, überdies auch gerade die Schwanzflosse von anderen Forschern als Untersuchungsobjekt benutzt wurde.

Fig. 8 (Taf. 28) stellt einen Querschnitt durch die Schwanzflosse (im äußeren Drittel) eines 0,8 cm langen Embryo dar. Die Epidermis setzt sich aus zwei Lagen von Zellen zusammen, die sich äußerlich schon durch die Form ihrer Kerne voneinander unterscheiden. Die Zellen der äußeren Lage haben, wie ihre Kerne, eine längsovale Form und sind an Zahl nur spärlicher, während die in der basalen Schicht gelegenen mehr kubischen Charakter tragen und durch stärkere Färbung sich auszeichnen. Auffälligerweise kann man zwischen beiden Zellagen eine deutliche Linie sich hinziehen sehen. Das Mesoderm besteht aus Zellen, die in ihrer äußersten Schicht dicht zusammengelagert sind, nach innen aber eine lockere Anordnung zeigen. Von einer Einlagerung von zahlreichen feinen Körnchen in dem von den Fortsätzen der Mesodermzellen gebildeten Netzwerk, wie sie Harrison beschrieb, habe ich mich auch bei sehr starker Vergrößerung nicht überzeugen können. Dicht über der äußeren Zellschicht des Mesoderms und direkt unter der basalen Zellschicht des Ektoderms sieht man eine deutlich dunkelgefärbte, etwas ungleichmäßig verlaufende dünne Schicht liegen, die sehr bald eine eigenartige Um-

wandlung erfährt; ist sie doch die Trägerin der für die Bildung der Elastoidinfäden in Frage kommenden Hartsubstanz. Man könnte versucht sein, diese Schicht einfach als eine dem Ektoderm zukommende Basalmembran aufzufassen. Ich bin aber nicht dieser Meinung. Wenngleich sich keine deutlich sichtbare Basalmembran des Ektoderms nachweisen läßt, so spricht doch gegen den ektodermalen Charakter dieser membranartigen Schicht eine schmale, hellere Zone, die sie vom Ektoderm scheidet (Taf. 28, Fig. 8), ferner ihr unmittelbarer Zusammenhang mit der äußeren Mesodermschicht, als deren Ausscheidungsprodukt sie offenbar anzusehen ist.

Betrachten wir nun das nächste Stadium (Taf. 28, Fig. 9). Die Epidermis zeigt in ihrem äußeren Teil eine zweite Lage abgeflachter Zellen, während die basale Schicht ihr ursprüngliches Aussehen beibehalten hat. Was uns jedoch am meisten auffällt, ist das Verschwinden der dunkelgefärbten, etwas ungleichmäßig verlaufenden dünnen Schicht, die außerhalb der oberen Mesodermschicht angetroffen wurde. Aus ihr haben sich äußerst zahlreiche, nebeneinander liegende feine Elastoidinfädchen differenziert, die eine ununterbrochene Reihe kreisrunder Gebilde darstellen. Diese sind anfangs nur bei starker Vergrößerung zu sehen. Daß die Fäden etwa aus einzelnen Zellen abgeschieden wären, wie dies Klaatsch bei der Entstehung der Elastoidinfäden in der Selachierflosse angegeben hat, kann hier nicht in Frage kommen; denn dazu ist die Zahl der Fäden zu groß und die der benachbarten Zellen zu klein, wie ein Blick auf Fig. 9 (Taf. 28) deutlich zeigt. Ich bin also der Meinung, daß die Fäden intercellulär liegen, und daß die Bildung eines Fadens nicht von einer einzigen Zelle ausgeht. Sobald die Fäden sich differenziert haben, wachsen sie sehr schnell in die Länge und Breite. Sie bleiben jedoch nicht lange an ihrer Ursprungsstelle liegen, sondern werden durch sich dazwischenschiebende Mesodermzellen nach der Tiefe verlagert. Gleichzeitig mit dem Auftreten von Elastoidinfäden beginnt auch eine starke Vermehrung des Zellmaterials in der oberen Mesodermschicht. Die Mesodermzellen schieben sich zwischen die Fäden und schließen sie ein. Dieser Vorgang der Einschließung steht offenbar mit dem weiteren Wachstum der Fäden in Beziehung, indem diese Mesodermzellen die Hartsubstanz absondern, welche sich ringsum an die ursprünglichen Fäden anlagert. Diese modifizierten Mesodermzellen, von Klaatsch Skleroblasten und von Ryder Pterygoblasten genannt, zeigen von

den anderen Mesodermzellen in ihrer äußeren Gestalt keine Abweichung [1]).

Wir kommen jetzt zu demjenigen Stadium, in welchem die Flossenstrahlen erscheinen. Betrachten wir zuerst Fig. 10 (Taf. 29), welche einen Querschnitt durch die Schwanzflosse eines 1,6 cm langen Forellenembryo darstellt. Die Epidermis zeigt durchweg 4 Lagen von Zellen. Wir sehen hier zuerst die großen Schleimzellen auftreten. Die Zellen der basalen Zellschicht haben vielfach eine längliche Form angenommen. Die Epidermis zeigt an ihrer basalen Seite wellenförmige Einbuchtungen, denen an der äußeren Mesodermschicht hügelartige Vorwölbungen entsprechen. Diese Vorwölbungen, welche von Szily „Coriumpapillen" genannt wurden, tragen an ihrer Außenseite die in Bildung begriffenen Flossenstrahlen. In der Fig. 11 (Taf. 29) ist die Epidermis zum größten Teil von dem Mesoderm abgelöst, und man kann deutlich sehen, daß die Ausscheidungen, die unmittelbar unter der Epidermis entstanden sind und das erste Entwickelungsstadium der Flossenstrahlen darstellen, nicht etwa aus der Basalmembran der Epidermis hervorgegangen sind, sondern mit der oberen Zellage des Mesoderms zusammenhängen. Man sieht bei starker Vergrößerung deutlich, daß die obersten Zellen des Mesoderms (welche nicht miteinander verschmolzen sind) sich mit breiter Basis dem in Bildung begriffenen Flossenstrahl anlegen. Der Flossenstrahl ist also ein intercelluläres Gebilde, ausgeschieden von zahlreichen Mesodermzellen.

Die Flossenstrahlen entstehen auf beiden Seiten der Flosse zugleich, also paarweise, und zwar sieht man sie zunächst in der mittleren Region der Schwanzflosse auftreten.

Eine Zusammensetzung der ersten Flossenstrahlanlage aus sehr feinen, stark lichtbrechenden Körnchen, wie sie Harrison beschrieb, habe ich nicht beobachten können. Ob nun die homogene Grundsubstanz, aus der die Flossenstrahlen ihre Entstehung

---

1) Im Gegensatz hierzu will Ryder, der diese Zellen bei Gadus beschrieben hat, ein Unterscheidungsmerkmal darin gefunden haben, daß „sie sich fast ohne Uebergänge in feine Fortsätze verzweigen, welch letztere fast jedesmal im Verhältnis zum Kern eine periphere Lage haben. Die fast typische Form ist die, daß der Zellkörper fast kompakt und an seiner medialen, d. h. der Basis der Flosse zugewendeten Grenze abgerundet ist, während am lateralen Ende ein oder mehrere lange Fortsätze ausgehen, welche an der Seite kurze aber sehr feine Zweige abgeben."

nehmen, ein direktes Ausscheidungsprodukt der anliegenden Mesodermzellen darstellt, oder wie HARRISON sagt, zuerst in Form von Körnchen im Zellplasma zu sehen ist und dann aus den Zellen ausgeschieden wird, wollen wir dahingestellt sein lassen; jedenfalls ist sie mesodermalen Ursprungs.

Sobald die Flossenstrahlen eine gewisse Ausbildung erlangt haben, werden sie von Mesodermzellen auch an ihrer Außenseite umgeben und von ihrer Ursprungsstelle in das Mesenchym hinein verschoben. Diesen Vorgang sehen wir in Fig. 12 u. 13 (Taf. 29) dargestellt. Während die Epidermis keine besonderen Veränderungen erfahren hat, sieht man, wie sich Zellen zwischen ihn und die Epidermis einschieben.

Im proximalen Teil der Flossenstrahlen werden einzelne Elastoidinfäden in dieselben eingeschmolzen (Taf. 29, Fig. 12 u. 13).

RYDER ist der Ansicht, daß die Knochenstrahlen durch eine Vereinigung der Elastoidinfäden ihre Entstehung nehmen, die von einer homogenen Grundsubstanz umgeben werden. Weiter sagt er: „This concrescence of fibrils is found to occur in all of the fins of all the Lyrifera. A fin ray of the lowest of the Lyrifera may be formed of only two primitive fibrils to as many at twelve or even more, so that in the highest types the greatest number of primitive fibrils or embryonic rays enter into the formation of a permanent ray, so that the rays of the highest and lowest forms only differ in being respectively more or less complex in this regard."

Mit diesen Angaben steht unser Befund nicht im Einklang. Wir können die Flossenstrahlen nicht als Verschmelzungsprodukt von Elastoidinfäden ansehen. Die Bildung der Flossenstrahlen erscheint vielmehr als ein selbständiger Vorgang. Greifen wir noch einmal auf Fig. 11 (Taf. 29) zurück. Hier sahen wir im peripheren Teil der Flosse die im Entstehen begriffenen Flossenstrahlen, sahen aber auch die Elastoidinfäden in gewissem Abstande von der Epidermis in ununterbrochener Reihe im Mesenchym liegen. Würde nun ein Teil der Fäden zur Bildung der Flossenstrahlen verbraucht werden, so müßten zweifellos Lücken in der Reihe der Elastoidinfäden zu sehen sein, was aber nicht der Fall ist. Es ist jedoch sehr wohl möglich, daß bei dem Vordringen der Mesenchymzellen, welche die Fäden von ihrer Ursprungsstelle verdrängen, einige Fäden daselbst zurückbleiben und hier eingeschmolzen werden, sobald an dieser Stelle die Entwickelung der Flossenstrahlen beginnt. Die Fig. 11—13 (Taf. 29) gehören der Schwanzflosse eines

1,6 cm langen Embryo an, wobei Fig. 11 (Taf. 29) den am meisten distalwärts gelegenen Schnitt darstellt, während die beiden anderen abgebildeten Schnitte proximal von ihm liegen. Man sieht also, daß die Flossenstrahlen an der Basis der Flosse Elastoidinfäden eingeschlossen haben, im peripheren Teil der Flosse nicht. Diese Tatsache hat offenbar ihren Grund darin, daß nur im proximalen Teil der Flosse zur Zeit der Entstehung der Flossenstrahlen an der betreffenden Stelle noch Elastoidinfäden vorhanden waren.

Wenn wir in der Schnittserie von der Basis der Schwanzflosse zum Rande derselben gehen, so können wir sehr gut beobachten, wie sich diejenigen Zellen, die den Flossenstrahl abscheiden, zu den übrigen Mesodermzellen verhalten. An der Basis der Flosse, am proximalen Ende der Flossenstrahlen (welches der die Flossenstrahlen bewegenden Muskulatur zum Ansatz dient) sind die Zellen, welche den Flossenstrahl abscheiden, von den benachbarten Mesodermzellen wenig oder gar nicht verschieden. Die Elastoidinfäden und die Zellen, die an ihrer Abscheidung beteiligt sind, liegen zerstreut im Mesoderm, hauptsächlich an der Peripherie der Mesodermzellenschicht. Da hier die Elastoidinfäden von den Bildungszellen der Flossenstrahlen räumlich nicht getrennt sind, werden manche derselben in die Flossenstrahlen eingeschmolzen (Taf. 29, Fig. 12 u. 13). Gehen wir etwas mehr distalwärts, so sehen wir, daß die Elastoidinfäden eine ziemlich regelmäßige Reihe bilden, welche dem Ektoderm anliegt, oder nur durch eine oder wenige Zellreihen von demselben getrennt ist. Offenbar treten Mesodermzellen zwischen der Reihe der Elastoidinfäden hindurch, und solche Zellen bilden die Streifen von Mesodermzellen („Coriumpapillen“ nach Szily), welche die Flossenstrahlen ausscheiden (Taf. 29, Fig. 11).

Gehen wir noch weiter distalwärts, so bemerkt man, daß diese Zellen, welche den Flossenstrahl bilden, selbständig distalwärts weiterwuchern, um den Flossenstrahl zu verlängern. Man trifft daher Bilder wie Fig. 10, Taf. 29. Hier sieht man eine geschlossene Reihe von Elastoidinfäden, welche dem Ektoderm anliegt, aber jeweils an der Bildungsstelle eines Flossenstrahls durch Mesenchymzellen von ihm getrennt ist. Jeder sich so vorschiebende Streifen kleiner Mesenchymzellen, der an seinem Vorderende keine Verbindung mehr mit den übrigen Mesenchymzellen besitzt, bildet hier den Flossenstrahl an seiner Außenseite, woraus sich ergibt, daß in dem peripheren Teile der Flossenstrahlen keine Elastoidinfäden eingeschmolzen werden.

Fassen wir nun die gewonnenen Resultate zusammen:

1) Elastoidinfäden und Flossenstrahlen nehmen an derselben Stelle ihren Ursprung, nämlich an der äußeren Grenze des Mesoderms, unmittelbar unter dem Ektoderm.

2) Die Elastoidinfäden differenzieren sich in einer dünnen Schicht, welche als Ausscheidungsprodukt der anliegenden Mesodermzellen anzusehen ist. Das Ektoderm ist scharf begrenzt und an dieser Schicht nicht beteiligt; es gibt auch keine Zellen in das Mesoderm ab.

3) Die Elastoidinfäden werden durch vordringende und sich dazwischenschiebende Mesodermzellen nach dem Innern der Flosse zu verlagert und ganz von Mesodermzellen umschlossen.

4) Die Flossenstrahlen entstehen etwas später als die Elastoidinfäden. Sie werden von Mesodermzellen ausgeschieden und liegen ursprünglich direkt unter dem Ektoderm. Sodann werden sie durch Mesodermzellen vom Ektoderm abgedrängt und ganz von solchen umschlossen.

5) Die Flossenstrahlen gehen nicht aus einer Verschmelzung von Elastoidinfäden hervor, wenngleich im mittleren und basalen Flossenteil vereinzelte Fäden bei der Bildung der Strahlen eingeschmolzen werden.

III. Teil. Die Fettflosse der Salmoniden.

A. Historische Betrachtung.

Im Anschluß an die Entwickelung der Elastoidinfäden und Flossenstrahlen bei den Teleosteern soll hier noch eine Untersuchung der bei allen Salmoniden und vielen Siluriden vorkommenden Fettflosse — Pinna adiposa — angeschlossen werden. Die Fettflosse ist insofern von Bedeutung, als sie für die Systematik ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal bildet.

Wenn die Fettflosse in älteren zoologischen Handbüchern als „strahlenlos“ bezeichnet wird, so ist dies, wie v. LA VALETTE ST. GEORGE richtig hervorhebt, dahin zu verstehen, daß ihr die Knochenstrahlen fehlen, welche die Flosse charakterisieren. Wohl aber sind in ihr die Elastoidinfäden zu einer erstaunlich hohen Entwickelung gelangt.

Die starken Elastoidinfäden der Fettflosse konnten leicht mit Flossenstrahlen verwechselt werden, und die älteren Autoren sind sich über diesen Unterschied nicht klar geworden. Welche Irr-

tümer selbst berühmten Ichthyologen bezüglich der falschen Beurteilung der Fettflosse unterliefen, erhellt daraus, daß Risso (1829) die zweite Rückenflosse von Paralepis als Fettflosse ansah und demgemäß diese Gattung den Salmoniden zuzählte, während Cuvier und Valenciennes fanden, daß sie Knochenstrahlen besäße, welche mit der Lupe unschwer zu zählen seien.

Reinhardt (1830), der diesen Irrtum aufklärte, wies darauf hin, daß die Haut der hinteren Rückenflosse geneigt wäre, sich in feine Fasern aufzulösen, was auch bei der Fettflosse einiger Lachse der Fall sei.

C. Vogt (1842) erkannte, daß die Fettflosse ebenso wie die unpaaren Flossen aus dem embryonalen Flossensaum hervorgehe.

Der Auffassung Reinhardts fügte Johannes Müller (1846) noch bestätigend hinzu, daß nach seinen Beobachtungen alle Fettflossen solche Art von Strahlen besäßen.

Stannius (1854) fand, daß zu Fäden eng verbundene Fasern die Grundlagen der Fettflossen bildeten.

Leydig (1857) stellte fest, daß die Fettflosse der Salmoniden lediglich durch Hornfäden gestützt wird.

Nach Kner (1860) besteht die Fettflosse aus der eigenen Flossenhaut und der sie beiderseits überziehenden Körperhaut. Erstere läßt in den zarten Fasern und Streifen die Elemente von Strahlen wahrnehmen, zu deren völliger Ausbildung es jedoch allermeist nicht kommt. In seltenen Fällen schreite aber die Entwickelung wirklich weiter als bis zur Bildung bloßer Streifen oder Faserstrahlen, und die Fettflosse wandele sich in eine strahlige um, wie dies z. B. bei Phractocephalus und Clarotes der Fall sei. Zweifelsohne stelle sie eine tiefgehende, an das embryonale Stadium mahnende Flossenform dar.

Gegenbaur (1865) knüpft an seine Untersuchungen, die er an Salmo und Pimelodus ausführte, folgende Bemerkung an, welche die theoretische Bedeutung der Fettflosse erkennen läßt: „Das Vorkommen solcher Fäden bei Teleosteern weist auf Zustände hin, die mit Selachiern verwandt sind und ist um so wichtiger, als die Fettflosse gerade in der Abteilung der Physostomi sich findet, die auch durch die übrige Organisation am wenigsten von einem den Knochenfischen gemeinsamen Ausgangspunkte sich entfernt haben."

O. Hertwig (1876) sagt in seiner Abhandlung über das Hautskelett der Fische, daß die Panzerwelse zwei Rückenflossen besitzen, von denen die erste wohlentwickelt, die zweite dagegen sehr klein und verkümmert sei. Sie bilde eine kleine Hautfalte, die nur in ihrem vorderen Rande einen ungegliederten Strahl zur Stütze besitze, sonst aber jeder Verknöcherungen entbehre.

v. la Valette St. George (1880) untersuchte die Strukturverhältnisse der Fettflosse bei der Bachforelle, der Aesche und bei einem 20-pfündigen Lachs. Bezüglich des Gehaltes an Fett, sagt er, enthält die Fettflosse nicht so viel, als daß sie darnach ihren Namen verdiente, wenigstens nicht bei jüngeren Fischen. Horizontale und vertikale Schnitte durch die Fettflosse eines 20-pfün-

digen Lachses ergaben folgendes histologische Bild: „Sie zeigen schon dem bloßen Auge einen inneren hellen Streifen, welcher seitlich durch zwei dunklere begrenzt wird. Die mittlere, durchsichtigere Partie enthält lockeres Bindegewebe mit eingebetteten Fettzellen, welche an der Basis reichlich, gegen den freien Rand hin spärlich vertreten sind. Die dunkleren Streifen enthalten die in der Lederhaut eingewebten Stützstäbe und nach innen und außen von denselben eine Lage verästelter Pigmentzellen. Am Grunde der Flosse sind die Stützstäbe breiter, weniger stark, oft wellenförmig gebogen, während sie nach dem Rande hin eine bestimmtere Form annehmen und sehr schön in dichter Reihe hervortreten."

Wichtig erscheint mir noch die Schlußbemerkung dieses Forschers: Das für den Hausbedarf seines Besitzers ziemlich unnütze Anhängsel der Fettflosse ist offenbar ein Erbstück aus alten, vergangenen Zeiten, dessen Elemente sich bei den Selachiern in ausgedehntem Maße noch erhalten haben. Der Nachweis, daß dieselben Stützstäbe die Grundlage der embryonalen Flossen bilden, dürfte auch in diesem Falle hindeuten auf die innigen Beziehungen zwischen der Keimes- und Stammesentwickelung.

B. Eigene Beobachtungen.

Nach diesem historischen Exkurs gehe ich zur Darlegung der Entwickelung der Elastoidinfäden in der Fettflosse der Forelle über.

Fig. 14 (Taf. 29) zeigt den Querschnitt durch den distalen Teil einer Fettflosse von einem 4,5 cm langen Forellenembryo. Die Epidermis besteht in ihrem peripheren Abschnitt aus 2 bis 3 Lagen längsoval gestalteter Zellen, welche sich nach dem Außenrande hin abplatten, während die Zellen in den beiden darunter gelegenen Schichten querovale Form besitzen. Die basale Epidermisschicht zeigt durchweg polygonale Zellen. Zwischen Ektoderm und Mesoderm verläuft eine homogene Schicht, aus der sich, wie man an der linken Seite beobachten kann, die Elastoidinfäden eben differenziert haben, während sie an der rechten Seite schon selbständig entwickelt sind. Auch beginnt hier schon jener Prozeß, wodurch die Elastoidinfäden durch dazwischentretende Mesenchymzellen von ihrer Ursprungsstelle nach innen zu abgedrängt werden. Im Mesoderm sieht man einzelne verästelte Pigmentzellen zwischen den Mesenchymzellen liegen.

Auf dem nächsten Stadium (Taf. 29, Fig. 15) finden wir zwischen den oberen Zellschichten der Epidermis Schleimzellen eingelagert. Die Elastoidinfäden haben in den tieferen Schichten des Mesoderms schon eine starke Entwickelung erreicht, während auch noch viele jüngere Fäden zu sehen sind.

Fig. 16 (Taf. 29) zeigt, wie die Elastoidinfäden schon weit in die Tiefe gerückt sind; man sieht zwischen ihnen und der Epidermis starke Bindegewebszüge verlaufen.

In mancher Hinsicht bietet die Fettflosse eigenartige Verhältnisse dar. Wohl entwickeln sich die Elastoidinfäden sehr zahlreich, aber es werden dabei verhältnismäßig wenige Mesenchymzellen verwandt; während wir bei den Selachiern die dickeren Fäden von einem Kranz von Mesenchymzellen umschlossen sahen, bemerken wir hier nur einzelne Mesenchymzellen, welche den Fäden anliegen. In der Nähe des Flossensaumes bemerkt man allerdings zuweilen mehrere Mesenchymzellen am Querschnitt eines wachsenden Fadens. Merkwürdig ist auch, daß nach der Bildung der ersten Elastoidinfäden eine homogene Lamelle unter dem Ektoderm gebildet wird, welche eine beträchtliche Dicke erreicht. Nach ihrer Lage könnte man sie als eine Basalmembran des Ektoderms betrachten, ich muß aber annehmen, daß sie von den Mesenchymzellen ausgeschieden ist, welche da und dort ihr anliegen. Diese Ansicht findet dadurch ihre Bestätigung, daß im basalen Teil der Fettflosse nach innen von der obengenannten Lamelle noch mehrere dünnere Lamellen ähnlicher Art entstehen (vergl. Taf. 29, Fig. 15 u. 16).

Nachdem wir gesehen haben, daß die Elastoidinfäden in der Fettflosse in gleicher Weise ihre Entwickelung nehmen wie in der Flosse der Selachier, und in morphologischer Hinsicht wesentliche Abweichungen nicht zutage treten, so werden wir die Fettflosse im Sinne von Gegenbaur als ein wichtiges Beweisstück für die Verwandtschaft der Selachier und der Teleosteer betrachten. Die Elastoidinfäden, welche die phylogenetisch ältere Form der Flossenstützen darstellen, sind hier in höchster Ausbildung erhalten.

Literaturverzeichnis.

1) Baudelot, E., Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Arch. Zool. expér., T. II, 1873.
2) Bruch, Vergleichend-osteologische Mitteilungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XI, 1862, p. 168.
3) Dohrn, A., Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Mitteilungen der Zool. Station zu Neapel, Bd. V, 1884.
4) Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Heft 1865, p. 138.
5) Harrison, R. G., Ueber die Entwickelung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleosteer. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893.
6) — The developement of the Fins of the Teleosts. John Hopkins University Circulars, Vol. XIII, No. 3, Baltimore, April 1894.
7) — Ectodermal or Mesodermal origin of the Bones of Teleosts? Anat. Anz., Bd. X, 1894, p. 138.
8) Hertwig, O., Ueber den Bau und die Entwickelung der Placoidschuppen und die Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. VIII, 1874.
9) — Ueber das Hautskelett der Fische. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.
10) Hubrecht, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, 1. Abt. Fische, 1876.
11) Kastschenko, N., Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryo. Anat. Anz., Bd. III.
12) Klaatsch, H., Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahrb., Bd. XIV, 1890.
13) — Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1894.
14) — Zur Kenntnis der Beteiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skelettbildungen. Anat. Anz., Ergänzungsheft zu Bd. IX, 1884.
15) Kner, Ueber den Flossenbau der Fische. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissenschaften, 1860, p. 242.

16) Kupffer, C. v., Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IV, 1868.

17) Krukenberg, Ueber die chemische Beschaffenheit der sogenannten Hornfäden von Mustelus. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.

18) Leydig, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie, 1852.

19) — Lehrbuch der Histologie, 1857, p. 162.

20) Lèreboullet, Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. Mem. Sav. Etrang. Acad. des Sciences, Vol. XVII, 1873.

21) Lotz, Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Cataphracten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, 1864, p. 94.

22) Mac-Intosh and Prince, On the Development and life Histoires of the Teleosteans Food- and other Fishes. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Vol. XXXV, 1890, p. 797.

23) Mayer, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.

24) Müller, Johannes, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden etc., 1846, p. 69.

25) Owen, R., Lectures on the comparative anatomy and physiologie, 1846, p. 128.

26) Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1892.

27) — Ueber die Herkunft des Skeletts. Verh. d. Anat. Ges. Straßburg, 1894.

28) Risso, Histoire naturelles des poissons, T. III, 1829, p. 356.

29) Reinhardt, Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger fra 31. Mai 1830 til 31. Mai 1831, p. 21, Isis 1848, p. 125.

30) Ryder, A contribution to the Embryography of the Osseous Fishes with Special Reference to the Development of the Cod (Gadus Morrhua). Ann. Report U. S. Commissioner of Fish and Fisheris for 1884, 1896.

31) Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, 2. Aufl., 1854, p. 99.

32) Swirski, Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Diss. Dorpat, 1880, p. 46.

33) Szily, A. v., Histiogenetische Untersuchungen. Anat. Hefte, Bd. XXXIII, I. Teil, 1907, Heft 2.

34) — Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle, zugleich ein Beitrag zur Phylogenese dieser Hartgebilde. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907, p. 347—364.

35) v. la Valette St. George, Ueber den Bau der „Fettflosse". Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XVII, 1880, p. 187—193.

36) Vogt, Carl, Embryologie des Salmones, Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale par Agassiz, 1842.

37) Wiedersheim, R., Ueber die Entwickelung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz., Bd. IV, 1889 und Bd. V, 1890.

38) — Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892. (Mit Atlas.)

Erklärung der Tafelfiguren.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen.

Ep Epidermis
OEp oberflächliche } Schicht der
TEp tiefe } Epidermis
Mes Mesoderm
OMs obere Mesodermschicht
Scl Skleroblasten

S Cuticularsaum
E Elastoidinfäden (Hornfäden)
F Flossenstrahl
Dz Deckzelle
Sz Schleimzelle
Pz Pigmentzelle.

Tafel 28.

Fig. 1. Querschnitt durch die Brustflosse von Spinax niger, Embryo 4,5 cm lang. Die Grenze zwischen Ektoderm und Mesoderm ist deutlich zu verfolgen. Starke Zellvermehrung in der oberen Mesodermschicht. Auftreten einer schmalen, bläulich gefärbten, homogenen Schicht zwischen Ektoderm und Mesoderm.

Fig. 2. Querschnitt durch die Brustflosse desselben Embryo, mehr basalwärts gelegen. Erstes Auftreten der Elastoidinfäden durch Differenzierung aus der homogenen Schicht. An der rechten Seite ist diese noch vorhanden.

Fig. 3. Querschnitt durch die Brustflosse desselben Embryo. Die homogene Schicht ist verschwunden. An ihrer Stelle findet sich eine kontinuierliche Reihe von Elastoidinfäden. Der Schnitt liegt noch mehr basalwärts als Fig. 2.

Fig. 4. Querschnitt durch die Brustflosse von Acanthias vulgaris, 5,5 cm lang. Durch sich vorschiebende Mesenchymzellen werden die Elastoidinfäden nach dem Inneren der Flosse zu verlagert.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Rückenflosse von Spinax niger, 10,5 cm lang, am peripheren Teil der Flosse. Dem Elastoidinfaden sind an der Innenseite Mesenchymzellen angelagert. Auftreten von Schleimzellen in der Epidermis.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Rückenflosse von Spinax niger, 10,5 cm lang. Der nach dem Innern der Flosse zu verlagerte Elastoidinfaden ist beiderseits von Mesenchymzellen umgeben.

Fig. 7. Querschnitt durch die Brustflosse von Spinax niger, 4,5 cm lang. Die Elastoidinfäden sind links vollständig von Mesodermzellen umgeben und werden durch Mesenchym, welches vom Körper her in die Flosse vordringt, noch weiter vom Ektoderm abgedrängt.

Fig. 8. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 0,8 cm lang. Dicht über der oberen Zellschicht des Mesoderms liegt eine etwas ungleichmäßig verlaufende dünne Schicht.

Fig. 9. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 1,25 cm lang. Aus der dünnen Schicht haben sich zahlreiche Elastoidinfäden differenziert.

Tafel 29.

Fig. 10. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 1,6 cm lang. In der Epidermis große Schleimzellen. Hügelartige Ansammlung kompakt gelagerter Mesodermzellen (sogen. „Coriumpapillen") an der Bildungsstelle eines Flossenstrahls.

Fig. 11. Querschnitt durch dieselbe Schwanzflosse, etwas weniger distal. Die Epidermis ist zum größten Teil vom Mesoderm losgelöst. Erste Anlage der Flossenstrahlen in Gestalt einer von Mesodermzellen ausgeschiedenen Grundsubstanz. Die Elastoidinfäden werden durch vordringende Mesodermzellen von ihrer Ursprungsstelle abgedrängt.

Fig. 12. Querschnitt durch dieselbe Schwanzflosse. Der Schnitt geht näher an der Basis der Flosse. Aufnahme von Elastoidinfäden in die Anlage des Flossenstrahls.

Fig. 13. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 1,6 cm lang; Schnitt durch die Basis der Flosse. Aufnahme von Elastoidinfäden in die Anlage des Flossenstrahles. Elastoidinfäden und Flossenstrahlen werden durch sich zwischenschiebende Mesenchymzellen in die Tiefe verlagert.

Fig. 14. Querschnitt durch die Fettflosse einer Forelle, 4,5 cm lang. Eine Reihe von Elastoidinfäden ist gebildet. Zwischen Ektoderm und Mesoderm eine homogene Schicht, aus der sich Elastoidinfäden differenzieren; im Mesenchym zwei Pigmentzellen.

Fig. 15. Querschnitt durch die Fettflosse einer Forelle, 8 cm lang. In der Epidermis treten Schleimzellen auf. Die Elastoidinfäden sind durch vordringende Mesenchymzellen von ihrer Ursprungsstelle nach innen zu verlagert worden.

Fig. 16. Querschnitt durch die Fettflosse einer Forelle, 8 cm lang. Die Elastoidinfäden haben bedeutend an Größe zugenommen und sind weit in die Tiefe gerückt.

Ueber das Os penis der Musteliden.

Von

Lothar Pohl,

Präparator am Zool. Museum der Universität Breslau.

Mit 13 Figuren im Text.

Ueber das Os penis der Musteliden sind bis jetzt nur wenige und meist nur gelegentliche Bemerkungen veröffentlicht worden Eine zusammenfassende Studie, auf eigenen Beobachtungen beruhend, steht noch aus.

Im Folgenden will ich mich bemühen, einen Beitrag dazu zu geben und nachzuweisen, daß das Os penis, infolge seiner Konstanz, ein ausgezeichnetes Artmerkmal ist. Vergleichend-anatomisch hat die Form des Penisknochens bereits durch H. v. IHERING [1]) und TULLBERG [2]) für die Stammesgeschichte bei den Nagetieren Verwendung gefunden.

Bei Raubtieren dagegen sind die Merkmale des Os penis noch nicht in größerem Umfange zu phylogenetischen Studien herangezogen worden.

ARNDT [3]) war der erste, der das Os penis zum Gegenstand seiner Untersuchungen machte, sich aber fast nur auf den Penisknochen des Hundes beschränkte. Später erschien eine Arbeit von GILBERT [4]), die eine umfassende Zusammenstellung der ein-

---

1) H. v. IHERING, Zur Kenntnis der brasilianischen Mäuse und Mäuseplagen. (Kosmos, Bd. II, 1885.)

2) T. TULLBERG, Ueber das System der Nagetiere. Upsala 1896.

3) R. ARNDT, Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Rutenknochens. Dissertation Erlangen, 1889.

4) TH. GILBERT, Das Os priapi der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.

schlägigen Literatur enthält. Daraus geht hervor, daß die früheren Autoren die Kopulationsorgane zwar eingehend geschildert, aber sich mit dem Os penis nur flüchtig beschäftigt haben. GILBERT selbst hat eine größere Anzahl Penisknochen sehr eingehend beschrieben und abgebildet.

GERHARDT [1]) hat neuerdings sein Augenmerk wieder mehr dem Os penis zugewandt, so daß man aus seinen Arbeiten einen Ueberblick über den heutigen Stand der Kenntnis dieses Knochens gewinnt.

Ich will nun versuchen, in Nachstehendem eine möglichst umfassende und genaue Beschreibung des Penisknochens der Musteliden zu geben, wozu mir durch die Bereitwilligkeit meines Chefs, des Herrn Professor Dr. KÜKENTHAL, das sehr reichhaltige Material des Breslauer Zoolog. Institutes zur Verfügung stand, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen ergebensten Dank ausspreche. Während mir von den meisten Arten ein oder zwei Präparate zur Verfügung standen, konnte ich von *Ictis nivalis* 62 Penisknochen von erwachsenen, 2 von jungen Tieren, und von *Ictis ermineus* 31 Penisknochen von erwachsenen, 4 von jungen Tieren untersuchen.

Zu dieser Arbeit bin ich gelegentlich meiner Untersuchungen an Wieseln [2]) in liebenswürdiger Weise von Herrn Privatdozenten Dr. med. et phil. U. GERHARDT angeregt worden, indem er auf die eventuelle systematische Bedeutung des Os penis hinwies und mich auch während meiner Arbeiten mit Rat und Tat unterstützte. Es sei mir hiermit gestattet, auch ihm meinen ergebensten Dank zu sagen.

Ehe wir zur Betrachtung des Os penis der Musteliden übergehen, ist es notwendig, uns kurz über die verschiedenen Formen dieses Knochens bei den Carnivoren im allgemeinen zu orientieren.

Bei den Caniden, Ursiden, Procyoniden, Musteliden und Pinnipediern stellt der Penisknochen ein lang-

---

1) U. GERHARDT, Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXIX, 1904. — Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. I, 1908, 2. Heft.

2) POHL, Zur Naturgeschichte des kleinen Wiesels. Zool. Anz., Bd. XXXIII, No. 9.

gestrecktes Gebilde dar, das dem gesamten freien Teil des Penis zur Stütze dient. Dieser lange Knochen hat bei den Caniden eine Rinnenform, so daß die Knochenrinne wie ein Dach die Harnröhre überwölbt. Das gleiche findet sich in verkleinertem Maßstabe bei den Viverriden. Bei den Ursiden, Procyoniden, Musteliden und Pinnipediern bildet der Penisknochen einen dicken, massiven Stab, der bald seitlich komprimiert (Ursus), bald dreiseitig prismatisch (Musteliden), bei den Waschbären außerdem S-förmig gebogen ist. Noch kürzer als bei den Viverriden, die in dieser Beziehung eine Zwischenform darstellen, ist das Os penis der Feliden, wo sich nur ein kleines Knöchelchen in der rudimentären Eichel vorfindet.

Das Os penis der Musteliden bildet einen meist schlanken Stab, dessen distaler Abschnitt einer großen Variabilität in der Form unterworfen ist. Ventral weist der Knochen eine mehr oder weniger deutliche, seichte Urethralrinne auf, die jedoch auch durch eine bloße Abplattung vertreten sein kann. Der proximale Teil ist oft kolbig verdickt oder keilförmig und besitzt Rauhigkeiten, die vom Ansatz des Corpus fibrosum herrühren.

Im einzelnen gestalten sich die Ergebnisse meiner Untersuchungen folgendermaßen:

Galera barbara L. Fig. 1.

Gilbert, l. c. p. 817.

Das Os penis ist hier ein fast gerader, 7,6 cm langer, distalwärts sich stark verjüngender Stab, der in seiner zweiten proximalen Hälfte seitlich flachgedrückt erscheint, mit konkaven Seitenflächen in der dorsalen Hälfte, so daß dorsal eine scharfe Crista entsteht, die sich distalwärts allmählich abplattet und schließlich in eine ovale Konkavität übergeht. Proximal läuft der Knochen leicht gebogen in eine keilförmige Spitze aus, die dorsal eine kurze Konkavität, ventral eine entsprechende Konvexität zeigt. Ventral ist der Knochen abgeplattet und ohne Rinnenbildung. Kurz vor seinem distalen Ende verbreitert sich plötzlich die Ventralfläche und steigt in einem Winkel von ca. 150° dorsalwärts auf. Diese Verbreiterung umfaßt die erwähnte dorsale Endvertiefung des Knochens mit einem gewulsteten, horizontalstehenden, proximal offenen, sonst kreisförmigen Wall, so daß ein Gebilde entsteht, das an

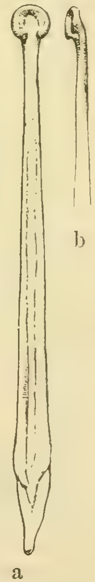


Fig. 1.
a dorsale,
b Seitenansicht.

einen Suppenlöffel oder vielleicht mehr noch an den Kopf einer chinesischen Tabakspfeife erinnert. Der Boden des Löffels ist an einer kleinen Stelle in der Medianlinie, unmittelbar vor dem Randwulst, durchsichtig dünn, ohne jedoch perforiert zu sein.

Lutra lutra L. Fig. 2.

Beschrieben und abgebildet von Carus und Otto, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie, 1840, Heft 5, Taf. 9, Fig. 12.

Gilbert, l. c. p. 817, T. 27, Fig. 9.

R. Wagner, Lehrbuch der Zootomie, 1843, p. 76.

Der Penisknochen des Fischotters stellt einen 7,35 cm langen, dicken, soliden, dreiseitig prismatischen Stab dar, der im wesentlichen dorsal-konkav ist. Nur das distale Ende ist leicht ventralwärts gebogen, so daß proximal von ihm eine leichte dorsale Konkavität entsteht. Die beiden ventralen Kanten des Prismas fassen zwischen sich eine seichte Rinne mit wulstigen, stumpfen Rändern. Proximalwärts geht die Rinne in eine breite, sich zuletzt aber wieder verjüngende Abplattung über. Die dorsale Kante ist nur in der tiefsten Konkavität des Knochens einigermaßen scharf, sonst stark abgerundet. Charakteristisch für den Knochen ist seine distale Endigung in zwei, wie Gilbert (l. c. S. 817) sagt, an die Condylen des Femur erinnernde knopfförmige Hervorragungen, die ventral und distal das Knochenende überragen und einen tiefen sagittalen Einschnitt zwischen sich fassen, der ventralwärts in die Knochenrinne übergeht, und sich dorsal ca. 0,5 cm proximalwärts auf den Knochen fortsetzt. An dem vorliegenden Exemplar ist in der Ausbildung der beiden Fortsätze eine starke Asymmetrie vorhanden, da der rechte Fortsatz weiter distal, der linke dagegen weiter ventralwärts reicht. Im proximalen Drittel des Knochens ist zunächst eine starke dorsoventrale Abplattung mit querer Verbreiterung des Knochens, dann am Ansatz des Corpus fibrosum eine starke seitliche Abplattung festzustellen, so daß das Knochenende als stumpfer sagittaler Keil in den Schwellkörper hineinragt.

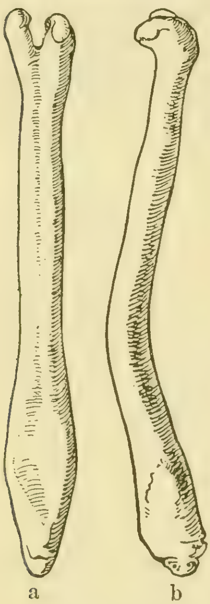


Fig. 2.
a ventrale, b Seitenansicht.

Gulo luscus L. Fig. 3.

Das 9,45 cm lange Os penis des Vielfraßes hat die Gestalt eines gestreckten, seitlich komprimierten, stumpf dreikantigen Stabes, dessen distaler Abschnitt dorsalwärts leicht aufgebogen ist. Das freie Ende wird von drei Vorsprüngen überragt, einem größeren dorsalen und zwei kleineren ventralen. Der Dorsalfortsatz ist seitlich stark komprimiert und erinnert mit seinem leicht gewulsteten Rande etwas an einen wenig gelappten Hahnenkamm. Die ventralen Fortsätze, die an die von *Lutra* erinnern, sind asymmetrisch, mit ihren verdickten Rändern so stark einwärts gebogen, daß sie sich mit ihren ventralen Kanten berühren und eine tiefe, ca. 1 cm lange Rinne zwischen sich fassen. Bei seitlicher Ansicht fällt zwischen dem dorsalen Fortsatz einerseits und den ventralen anderseits ein kleiner, aber scharfer Einschnitt auf. Etwa 1 cm von dem proximalen Ende erhebt sich ein dorsaler, scharf nach hinten abgesetzter Vorsprung, dem zwei kleinere seitliche entsprechen, von denen der linke stärker entwickelt ist. Die Ansatzstelle des Corpus fibrosum ist nur wenig uneben. An Stelle der Urethralrinne ist nur eine ventrale Abplattung vorhanden.

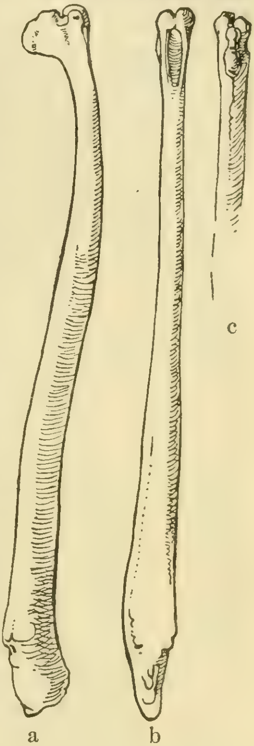


Fig. 3.
a seitliche, b ventrale, c dorsale Ansicht.

Meles taxus Bodd. Fig. 4.

Blumenbach, Handbuch der vergleichenden Anatomie, 1824, p. 476.

Der Rutenknochen des Dachses stellt einen schlanken, 6,7 cm langen, dorsal leicht konkaven, beiderseits verdickten Knochenstab dar. Die proximale Endverdickung ist etwas nach links abgebogen, leicht von beiden Seiten komprimiert und zuletzt unregelmäßig kegelförmig ohne besondere Rauhigkeiten zum Ansatz des Corpus fibrosum. Das dorsoventral stark abgeplattete, sich allmählich verbreiternde distale Ende zeigt zwei

dorsal gewölbte, spitzwinklig auseinander weichende Aeste, die zunächst eine 0,5 cm lange, mäßig tiefe, 1 mm breite Rinne, dann aber eine kleine, 1 mm lange, 0,25 cm breite, längsgestellte Oeffnung zwischen sich fassen. Distal von der Oeffnung sind beide Aeste wieder miteinander in der Mittellinie verwachsen. An dieser Verwachsung nehmen jedoch nur die medialen, von den lateralen wohlgesonderten Partien der beiden Aeste teil. Die beiden starken Endzweige des Knochens sind mit unregelmäßigen Rauhigkeiten besetzt, an denen je ein lateraler und dorsaler von je einem medianen und ventralen Vorsprunge wohl unterschieden werden kann.

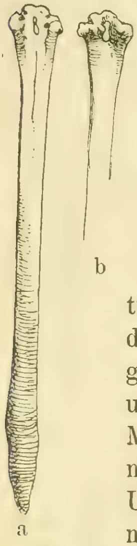


Fig. 4.
a ventrale, b dorsale Ansicht.

Betrachtet man das Knochenende von der Ventralseite, so sieht man hier die beiden Vorsprünge durch je eine deutliche Furche geschieden. Die Medianfurche zwischen den beiden Hauptästen des Knochens beginnt ventral schon sehr viel weiter proximal als auf der dorsalen Seite.

Somit gewinnt man den Eindruck, daß das eigentümliche Relief der Spitze dieses Penisknochens durch die Verwachsung von zwei größeren, je noch einmal gegabelten Aesten zustande gekommen ist. Die medianen und ventralen Zweige dieser Hauptäste sind in der Mittellinie, die lateralen und dorsalen jederseits mit dem medialen Zweige verwachsen. Eine zusammenhängende Urethralrinne ist auf der Ventralfläche des Knochens nicht vorhanden; nur eine Abplattung, die distal in die erwähnte Rinne zwischen den Endästen, proximal in eine ganz seichte, schwach begrenzte Furche übergeht, die jedoch am Ende des Knochens wieder verschwindet.

Mellivora ratel Sparrm.

Nach Gilbert, l. c. p. 817, soll der Honigdachs einen länglichen, stabförmigen Rutenknochen besitzen, der am distalen Ende einen kelchförmigen Aufsatz trägt. Selbst habe ich keinen Penisknochen dieser Species untersuchen können.

Zorilla zorilla Gmel. Fig. 5.

Der Penisknochen vom Zorilla ist im Verhältnis zum Tiere auffallend lang, so daß fast der ganze Penis bis zur Insertion am

Becken verknöchert ist. Der 6,3 cm lange Knochenstab ist an seinem proximalen Ende dick und fast rund, nach den Ansatzstellen des Corpus fibrosum — die glatt sind — etwas abgesetzt und proximal auf der dorsalen und kaudalen Fläche mit einer medianen, seichten Furche versehen. Distalwärts verjüngt sich der Knochen, einen seichten Bogen dorsalwärts beschreibend und nimmt ungefähr in der Mitte seiner Länge eine fast vierkantige Form an. Auf der Ventralfläche läuft eine deutlich ausgeprägte Urethralrinne, die etwas mehr als das mittlere Drittel des Knochens einnimmt. Ihre Ränder bilden ziemlich stark vorspringende, aber abgerundete Kanten, die proximal sich mehr und mehr verbreitern, so daß sie bis auf die Lateralfläche des Knochens schräg dorsalwärts ansteigen. Der Rücken des Knochens ist abgeplattet, so daß auch noch zwei dorsale, laterale Kanten entstehen, und der Gesamtquerschnitt trapezförmig wird, wobei die Basis des Trapezes der Ventralfläche entsprechen würde. Im distalen Drittel des Knochens verstreichen beide Paare von Kanten, und es tritt eine geringe dorsoventrale Abplattung des Knochens und, wie bei *Meles*, eine starke Verbreiterung nach dem freien Ende hin ein. Denken wir uns von den zwei Paaren von Aesten am Os penis des Dachses das dorsale und das ventrale Paar je in der Medianlinie verwachsen, und beide Paare scharf voneinander gesondert, so erhalten wir ungefähr das Bild, das das distale Ende des Penisknochens von *Zorilla* bietet. Eine bogenförmige, von rechts nach links verlaufende, mit der Konkavität ventralwärts stehende Rinne von annähernd 1 mm Tiefe, wird von einer dorsalen und einer ventralen queren Lippe begrenzt, die gleichfalls beide ventral konkav sind. Die ventrale Lippe hat einen außerordentlich scharfen dorsalen und einen stumpferen ventralen Rand. An ihren beiden seitlichen Enden trägt sie je einen kurzen aber scharfen ventralen Vorsprung. Mit einem derartigen Ventralvorsprung, der aber von dem der ventralen Lippe durch einen scharfen Einschnitt geschieden ist, beginnt jederseits auch die dorsale Lippe, die umgekehrt einen schärferen ventralen und einen etwas stumpferen, allerdings immerhin recht deutlich abgesetzten dorsalen Rand trägt. In der Ventralansicht macht das Ende des Knochens, wie bei dem des Dachses, deutlich

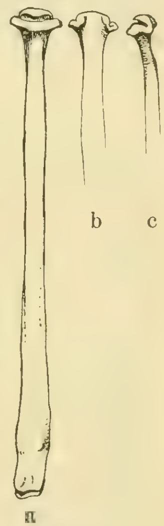


Fig. 5.
a dorsale, b ventrale, c Seitenansicht.

den Eindruck, aus vier Anlagen durch Verwachsung entstanden zu sein.

Mustela foina Erxleb. Fig. 6.

Beschrieben und abgebildet von Carus und Otto, l. c., p. 16, Taf. 9, Fig. 13.

Gilbert, l. c., p. 816 und Taf. 27, Fig. 3, beschrieben von Gerhardt, l. c. p. 370.

Bei dieser Form ist das Os penis ein äußerst grazil gebauter, 5,9 cm langer, rundlicher Knochenstab, dessen freies Ende sich stumpfwinklig dorsalwärts wendet und mit einer schaufelförmigen, schräg zur Sagittalebene stehenden, etwas spiral nach links gedrehten dünnen Knochenplatte endigt. Diese Platte wird von einem ovalen Loch durchsetzt, dessen Längsdurchmesser in dem des Knochens liegt. So kommt eine öhr- oder ösenförmige Bildung zustande, die aber nicht, wie Carus und Otto l. c. p. 16 annehmen, zum Durchtritt der Harnröhre bestimmt ist. Vielmehr entsteht die Oesenbildung ganz unabhängig von der Harnröhre durch die Verwachsung zweier ursprünglich getrennter, ungleich langer Aeste des Os penis. Diese Entstehungsweise läßt sich nachweisen an noch nicht voll entwickelten Penisknochen, wie dies die Abbildung des Knochens eines jungen Steinmarders sehr deutlich veranschaulicht (Fig. 6 a, b).

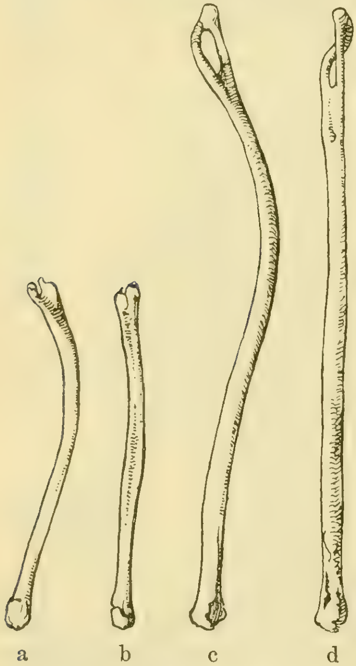


Fig. 6. a, b Jugendstadien, a seitliche, b ventrale Ansicht, c, d vom Erwachsenen in gleicher Ansicht.

Der ventrale längere Knochenast bildet das freie Ende des ganzen Os penis. Er trägt einen distalen, ventralwärts vorspringenden Sagittalwulst. Der kürzere dorsale Ast überwölbt bogenförmig die Oeffnung der Oese und vereinigt sich proximal von diesem Wulst mit dem ventralen Aste.

Die mir vorliegende Sammlung enthält fast alle Jugendstadien des Os penis bis zum ganz alten Tier, so daß man die Bildung

der Oese gut verfolgen kann. Die Hauptstadien sind beifolgend abgebildet worden. Der proximale Teil des Knochens variiert je nach dem Alter; bei ganz alten Tieren verbreitert er sich und ist an der Ansatzstelle des Corpus fibrosum mit unregelmäßigen Exostosen versehen.

Mustela martes L. Fig. 7.

Beschrieben und abgebildet von GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, 1901, p. 546.

Von dem Penisknochen des Edelmarders besitze ich leider nur ein etwas älteres Jugendstadium, entsprechend dem abgebildeten von *Foina*, das aber, wie der Knochen des alten Tieres, den obengenannter Forscher abbildet, auch nicht wesentlich verschieden ist von dem des Steinmarders.



Fig. 7. a seitliche, b ventrale Ansicht.

Ictis ermineus L. Fig. 8.

GILBERT, l. c., p. 817 und Taf. 27, Fig. 7.

PHILIPPO CAVAZZA, Studien über die in Italien vorkommenden Wieselarten der Untergattung Arctogale. Zool. Anz., Bd. XXXIV, p. 600.

Bei dem Hermelin verjüngt sich der, die Form eines dreikantigen 2,4 cm langen Knochenstabes mit schwach konkaven Flächen zeigende Penisknochen nur ganz allmählich. Distal wird er durch Einwulsten der Ränder der Urethralrinne — die deutlich ausgeprägt ist — erheblich schwächer, um sich nach der Spitze zu wieder zu verbreitern. Der ganze Knochenstab erleidet, etwa an der Grenze zwischen distalem und mittlerem Drittel, eine stumpfwinklige

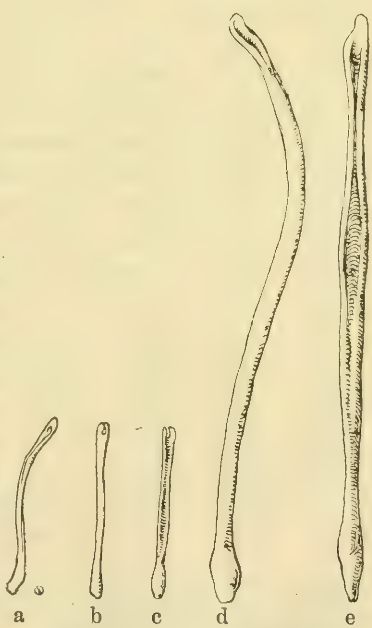


Fig. 8. a, b, c Jugendstadien in seitlicher, dorsaler und ventraler Ansicht, d, e von Erwachsenen, seitlich und ventral gesehen.

Knickung in dorsaler Richtung. Der proximal von dem Knick gelegene Teil zeigt eine ventrale Konkavität. Die verbreiterte Spitze des Knochens weist eine verblüffende Aehnlichkeit mit dem Os penis der Marder auf, was am besten aus der Abbildung zu ersehen ist. Auch eine sehr kleine, konstante Perforation ist deutlich vorhanden, doch ist die schaufelförmige Verbreiterung des Knochenendes viel weniger ausgeprägt, während sich auch hier eine beträchtliche Abplattung findet.

Selbst die Jugendstadien zeigen die Gabelung des Penisknochens. Die beiden Aeste verschmelzen erst später zu einer einheitlichen Oese.

Putorius putorius L. Fig. 9.

R. Wagner, l. c. p. 76, Gilbert, l. c. p. 817 und Taf. 27, Fig. 4.

Gänzlich von den vorhergehenden verschieden, stellt das Os penis vom Iltis einem ganz eigenartigen Typus dar. Seitlich komprimiert, distalwärts sich verjüngend, endigt der 4,5 cm lange Knochen an seinem freien Ende in einen dorsalen, nach rückwärts gekrümmten Haken. Das distale Drittel hat ventral eine deutliche Rinne, die proximalwärts allmählich verschwindet, distalwärts setzt sie sich auf das hakenförmige Ende des Knochens fort, und zwar von ungleich hohen Rändern begrenzt. Während bis zur Konvexität des Hakens hin die rechte Rinnenwand höher ist, ist am zurückgekrümmten Ende desselben das Umgekehrte der Fall. Dadurch wird es bedingt, daß der größere Teil der Rinne von links, ihr äußerstes Ende jedoch von rechts sichtbar ist. Als Harnröhrenrinne kann die Furche natürlich nur bis zu Beginn der Aufbiegung des Knochens dienen.

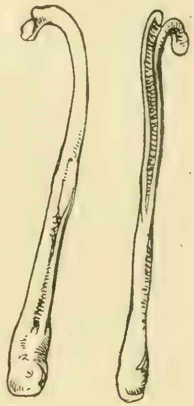


Fig. 9. a, b erwachsen, seitlich und ventral, c, d Jugendstadien, ebenso gesehen.

Das proximale Ende des Knochens ist sehr stark seitlich abgeplattet. Es trägt zwei schwach vorspringende seitliche Wülste ohne nennenswerte Rauhigkeiten.

Die Jugendstadien zeigen die Form dorsalwärts geknickter Lanzetten mit rundlichem Stiel. Die Ränder der Lanzetten sind am proximalen

Ende aufgewulstet und deuten die Rinne des erwachsenen Knochens an. Von einer Gabelung ist bei den Jugendstadien nichts wahrzunehmen.



a b

Fig. 10. a seitliche, b ventrale Ansicht.

Putorius putorius L. × furo L. Fig. 10.

Gilbert, l. c., p. 817 und Taf. 27, Fig. 5.
Gerhardt, l. c., p. 370.

Dieser von einem angeblichen Bastard von Iltis und Frettchen, aus dem hiesigen Zoologischen Garten stammende, 3,5 cm lange Penisknochen ist nicht sonderlich von dem von *Putorius putorius* verschieden. Die ventrale Rinne ist ausgeprägter, bis über die Mitte nach dem proximalen kolbenförmigen Ende gehend. Der distale Teil des Hakens ist stärker schaufelförmig verbreitert.

Ictis nivalis L. Fig. 11.

Gilbert, l. c., p. 817 und Taf. 26, Fig. 6.
Philippo Cavazza, l. c. p. 600.

Wie ein Blick auf Fig. 11 zeigt, stellt der Penisknochen des kleinen Wiesels fast genau eine verkleinerte Wiederholung des Os penis vom Iltis dar. Er ist ein gedrungener, dreikantiger, asymmetrischer, 2 cm langer Knochenstab mit konkaven Flächen,



a b c d e f

Fig. 11. a, b Jugendstadien seitlich und ventral, c—f erwachsen, e—c von der Seite, f ventral gesehen.

dessen distale Hälfte ventral eine deutliche Urethralrinne zeigt. Alles, was über die Form des Hakens und der Rinne am Knochen von *Putorius putorius* gesagt wurde, gilt auch für den der vorliegenden Art. Auch die Jugendstadien gleichen denen vom Iltis

vollkommen. Es weicht also das Os penis von *Ictis nivalis* vollständig von dem von *Ictis ermineus* ab, worauf auch Philippo Cavazza (l. c. p. 600) hinweist.

Wenn wir nun die Resultate dieser Beschreibungen in einer kurzen Uebersicht betrachten, so können wir die einzelnen Formen der Penisknochen von verschiedenen Gesichtspunkten aus gruppieren. Einmal finden wir symmetrische und asymmetrische, dann aber auch gegabelte und nicht gegabelte Formen. Auch in der Art der Krümmung des Knochens machen sich Unterschiede geltend. Da nun diese Charaktere sehr verschieden auf die einzelnen Species verteilt sind, so daß sich z. B. symmetrische und gleichzeitig gegabelte, aber auch gegabelte und unsymmetrische Penisknochen finden, wird es zweckmäßig sein, die Ergebnisse zunächst zur Erleichterung des Ueberblickes in einer Tabelle zusammenzustellen:

Gerade und mit löffelförmigem Ende		Galera	symmetrisch
Mit Gabelung und dorsaler Biegung	Aeste nicht verwachsen	Lutra	symmetrisch
		Gulo	symmetrisch
	Aeste verwachsen	Meles	symmetrisch
		Zorilla	symmetrisch
		Mustela	asymmetrisch
		Ictis ermineus	asymmetrisch
Ohne Gabelung mit dorsalem Haken		Putorius	asymmetrisch
		Ictis nivalis	asymmetrisch

Aus dieser Uebersicht geht hervor, daß die einheimischen echten Marder, Mustela, Ictis und Putorius, durch die ausgeprägte Asymmetrie ihres Penisknochens in einem Gegensatz stehen zu den übrigen geschilderten Species.

Unter diesen steht Galera ziemlich isoliert, würde sich wohl aber am ehesten an Meles und Zorilla anschließen lassen. Gulo und besonders Lutra weisen einfachere Ausbildungsformen des gegabelten Penisknochens auf als Galera, Meles und Zorilla. Die wenigen bekannten Penisknochen ausländischer hierher gehöriger Arten lassen es möglich erscheinen, daß die Lücken zwischen den einzelnen Formen des Os penis bei Zunahme unserer Kenntnisse ausgefüllt würden.

Dem Penisknochen von Lutra gleicht sehr das Jugendstadium des Os penis von Mustela und Ictis ermineus, mit dem Unterschiede, daß, durch eine spiralige Drehung des gesamten Knochens nach links, die beiden Fortsätze nicht mehr neben-,

sondern übereinander gelagert sind. Durch ihre Verwachsung in postembryonaler Zeit wird dann das charakteristische Oehr gebildet.

Ganz abweichend in Form und Entstehung sind die Penisknochen von Putorius und Ictis nivalis. Sie lassen sich nicht auf den gegabelten Typus zurückführen.

Von Ictis nivalis enthält die mir vorliegende Sammlung 62, von Ictis ermineus 31 Penisknochen von ausgewachsenen Tieren und außerdem von beiden noch mehrere Jugendstadien. Sämtliche Knochen zeigen, abgesehen von den Unterschieden in der Größe, eine auffällige Konstanz innerhalb der Art, so daß ich nicht daran zweifle, daß wir in der Gestalt des Penisknochens, wie schon eingangs erwähnt, ein sehr gutes Artmerkmal vor uns haben. Es wäre deshalb sehr erwünscht, daß die Lücken, welche unsere Kenntnis der Form der Penisknochen exotischer Formen aufweist, bald ausgefüllt würden. Leider ist aber dazu sehr wenig Aussicht, da die Sammler auf den Penisknochen wenig achten. Dabei ist die Mühe des Konservierens nicht einmal sehr groß, da ja beim Abbalgen der in der Penisscheide an der Bauchhaut angeheftete knochentragende Teil des Penis im Fell bleiben kann.

Zum Schlusse sei mir noch gestattet, mit kurzen Worten auf das Os clitoridis hinzuweisen, von dem die Sammlung leider nur ein Exemplar von Putorius putorius, und eines von Ictis ermineus enthält.

Der Clitorisknochen von Putorius putorius gleicht auffallend dem noch unentwickelten Penisknochen des männlichen Tieres. Die dort geschilderte Lanzettform (s. Fig. 9) wiederholt sich auch beim Os clitoridis (Fig. 12). Es stellt ein sehr kleines, unsymmetrisches, 4,5 mm langes, leicht gebogenes Knöchelchen dar, das auf seiner Konvexität eine seichte Rinne trägt.

Das Os clitoridis von Ictis ermineus zeigt die auffallendste Eigentümlichkeit des gleichen Gebildes beim Männchen, nämlich die Perforation nahe dem distalen Ende (Fig. 13). Das winzige Knöchelchen ist 2 mm lang, von der Basis zur Spitze stark verjüngt, sehr schwach gekrümmt und mit einer seichten Rinne versehen, die distal von der Konvexität etwas tiefer wird.

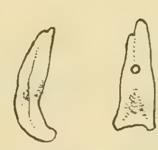


Fig. 12. Fig. 13.
Fig. 12 seitliche, Fig. 13 ventrale Ansicht.

So zeigt also das Os clitoridis in diesen beiden Fällen, allerdings weniger scharf ausgeprägt als beim Männchen, die dort festgestellten typischen Artunterschiede; außerdem aber auch das bei beiden Arten im männlichen Geschlecht zum Ausdruck kommende Merkmal der Asymmetrie.

Breslau, den 1. August 1909.

Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen.

Von

Jerzy Stanislaw Alexandrowicz

aus

Brzóstów (Polen).

Hierzu Tafel 30—34 und 8 Figuren im Text.

Auf Anregung des Herrn Prof. Dr. Arnold Lang habe ich das seit 40 Jahren vernachlässigte Studium der Darminnervation der Krebse aufgenommen. Es ist zuerst meine Absicht gewesen, die Untersuchungen auf verschiedene Ordnungen der Crustaceen auszudehnen, doch stellte sich bald heraus, daß die technischen Schwierigkeiten der Wahl der Objekte Schranken setzen. So z. B. sind Amphipoden ihrer Größe wegen entschieden zu solchen Untersuchungen unpassend, Copepoden dagegen färbten sich nach den spezifischen Methoden nicht. Auch unter den marinen Dekapoden, die ich während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Villefranche-sur-mer [1]) (im Winter 1907/08) zu studieren Gelegenheit hatte, bietet nur die Languste (Palinurus vulgaris) günstige Verhältnisse. In Zürich wurden die Untersuchungen mit positiven Resultaten an Astacus fluviatilis fortgesetzt. Dank der Güte des Herrn Prof. Lang, der mir das lebende Material aus Neapel kommen ließ, ist es mir möglich gewesen, nochmals die Langusten auf einige fragliche Punkte zu prüfen.

Die Untersuchungen an Isopoden (Oniscus, Porcellio, Armadillidium) haben ein sehr mangelhaftes Resultat ergeben.

---

1) Der Direktion der Station spreche ich hiermit für die Gastfreundlichkeit meinen Dank aus.

Historisches.

A. D. Krohn (1834) war der erste, der das Eingeweidenervensystem der dekapoden Krebse als aus 2 Abschnitten: einem vorderen (Magennervengeflecht) und einem hinteren, den Hinterdarm innervierenden bestehend, richtig beschrieben und abgebildet hat (bei Astacus).

Der vordere Abschnitt, der schon früher entdeckt wurde und auch später mehrmals als Gegenstand der Untersuchung diente, besteht aus Nerven, die teils aus dem Oberschlund-(Cerebral-) ganglion, teils aus den gangliösen Anschwellungen der Schlundkommissuren ihren Ursprung nehmen und auf kompliziertem Wege zu Oesophagus, Magen, Leber, Herz (und zu den Geschlechtsorganen?) hinziehen.

Die Nerven des Hinterdarmes sind von Krohn entdeckt und folgendermaßen beschrieben worden:

„Die Darmnerven des Krebses geben ein näheres Verhältnis zum Bauchstrange kund. Sie entspringen nämlich aus einem Stamme, der zuweilen doppelt ist und sich vom letzten Bauchknoten gegen die untere Wand des Darmes erstreckt. Er legt sich derselben, einige Linien vom After entfernt, dicht an, und spaltet sich sogleich in zwei ansehnliche Aeste. Jeder derselben verläuft in der ganzen Länge der Seitenwandung des Darmes nach vorn. Ein unpaarer Zweig desselben Stammes ist vorzüglich für die hinterste Portion des Darmes bestimmt."

E. Haeckel (1857), der in seiner bekannten Abhandlung „Ueber die Gewebe des Flußkrebses" das sympathische Nervensystem nicht unberücksichtigt ließ, fand, daß das letztere in Hinsicht auf feinere Struktur gewisse Unterschiede von Körpernerven zeigt.

Die letzten Angaben über die Darminnervation der dekapoden Krebse stammen von Lemoine (1868), der zur Kenntnis des vorderen Abschnittes des Eingeweidenervensystems einiges Neue beigebracht hat; was aber den hinteren anbetrifft, so ist er, wie es scheint, ohne die Mitteilung Krohns zu kennen, fast zu denselben Resultaten gekommen, die er in einigen Details ausführlicher beschreibt (bei Astacus und Homarus).

Die vorliegende Abhandlung hat zum Zweck, die feineren histologischen Verhältnisse in der Innervation des Hinterdarmes zu prüfen. Daneben mußten einige Worte über die Muskulatur des Darmes vorausgeschickt werden.

Technische Methoden.

Zum Studium der Muskulatur mußte in erster Linie die Schnittmethode in Betracht kommen. Bei der Fixierung des Darmkanals von marinen Dekapoden bin ich, wie auch GUIEYSSE (1907), dessen Arbeit im Laufe meiner zahlreichen Versuche mir in die Hände gekommen ist, auf unerwartete Schwierigkeiten gestoßen. Die von diesem Autor empfohlenen FLEMMINGS und ZENKERS Gemische fixieren die Epithelzellen zwar gut, bringen die Muskulatur jedoch, besonders das von ZENKER, zum Schrumpfen, so daß ich bei GILSONS und CARNOYS Gemisch geblieben bin, die aber keineswegs vollkommen befriedigende Resultate geben. Die Paraffinschnitte wurden hauptsächlich mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin und mit verschiedenen Nachfärbungen [sehr schön fällt die nach PRENANT mit Eosin und Lichtgrün aus (s. GUIEYSSE)] tingiert; daneben aber haben sich andere Farbstoffe, wie HANSENS Chrom- und Eisenhämatein, besonders das letztere, als brauchbar erwiesen.

Zur Färbung der Totalpräparate, die nicht in Schnitte zerlegt werden sollten, wandte ich, nach SCHULZES Prinzip der Hämateinfärbung mit vorangehender Beizung in chromhaltigen Gemischen folgende Methode an. 1) Fixierung mit absolutem Alkohol. (Ich habe dieses rasch wirkende Fixationsmittel gebraucht, um schlechterdings die längsdurchschnittenen Därme im ausgebreiteten Zustande zu erhalten — zum Studium der feineren Struktur eignen sich die Totalpräparate so wie so nicht). 2) Beizung in 0,2-proz. Kali bichrom. (in 70-proz. Alk.) — 1 Tag. 3) Färbung in $^1/_{20}$-proz. Hämatoxylinlösung (in 70-proz. Alk.) — 1 Tag oder länger. 4) Auswaschen in 50-proz. Alk. Damit ist es möglich, die Muskelfasern deutlich hervortretend zu bekommen, ohne daß die starke Mitfärbung anderer Gewebe die Präparate undurchsichtig machte. Später konnte ich sehr gut den Verlauf der Muskeln an manchen Methylenblaupräparaten studieren.

Das Methylenblau ist nach zwei Methoden intravital: (vermittels Injektion) und supravital (Färbung in einer Lösung) angewandt worden. Ich stimme MANGOLD (1907) zu, daß man bei der ersten Art der Anwendung die störende Mitfärbung anderer Gewebe vermeidet, höchstens werden die Muskeln (und nur einzelne Fasern) durch den Farbstoff angegriffen.

Es scheint mir, daß für meine Objekte die Stärke der Lösungen nicht exakt die gleiche zu sein braucht (sie soll ungefähr um 1 Proz. herum schwanken, aber man ist auch mit schwächeren Lösungen zum Ziele gekommen, z. B. RETZIUS), auch auf die Isotonie der

Lösungen braucht man kaum einen allzu großen Wert zu legen[1]. Das Gelingen der Färbung hängt vielmehr vom Farbstoff selbst ab.

Ich meine beobachtet zu haben, daß die älteren Lösungen, trotz der sorgfältigen Reinigung der Flaschen, nicht so gut wie die frischen färben, deshalb habe ich sie nicht in größeren Quantitäten vorrätig gehalten, sondern einige Tage vor dem Gebrauch kleinere Mengen des Farbstoffes im destillierten Wasser konzentriert gelöst und erst unmittelbar vor der Injektion mit 3—4 Vol. Wasser, das 0,7-proz. NaCl enthält, verdünnt.

Der Farbstoff wurde den Krebsen nach Mangolds Verfahren „in die Bauchseite des ersten Abdominalsomits kopfwärts seitlich der Medianlinie" in einer Menge von 0,5 – 2 ccm je nach der Größe der Objekte injiziert. Die dunkelblaue Färbung des Abdominalgefäßes zeigt, daß die Injektion gut gelungen ist. Das Auspräparieren des Darmkanals habe ich gewöhnlich nach $^1/_2$ bis 1 Stunde vorgenommen. Ich muß aber bemerken, daß man auch nach längerem Abwarten eine Färbung bekommt. In einem Falle ist sie aufgetreten, als der Krebs erst 8 Stunden nach der Injektion operiert wurde. Der herauspräparierte und in der Längsrichtung aufgeschlitzte Darmkanal wurde auf einem Objektträger mit der Außenseite nach oben ausgebreitet und in die feuchte Kammer gebracht, worin er verschieden lang (1—4 Stunden) bleiben muß, indem man von Zeit zu Zeit die Fortschritte der Färbung unter dem Mikroskop kontrolliert. Dabei leisten die stärksten Kompens.-Okulare Zeiß sehr gute Dienste, da sich viele Details mit dem apochrom. Objektiv 16 übersehen lassen, wobei die Gefahr der Beschmutzung der Linse, die bei der Anwendung von stärkeren Objektiven droht, vermieden wird.

Die Fixierung des Farbstoffes erfolgte in erster Linie vermittels der 8—10-proz. Ammoniummolybdatlösung, teils ohne, teils mit Salzsäure und Wasserstoffsuperoxyd, gewöhnlich mit einem geringen Zusatz von Osmiumsäure (auf 20 ccm der Fixierungsflüssigkeit 2 Tropfen 1-proz. Osmiumsäure). In dieser Lösung wurden die Objekte 2—6 Stunden gelassen, ohne daß bei längerem Liegen ein schädigender Einfluß des Fixationsmittels zu konstatieren gewesen wäre. Nach längerem Auswaschen in Wasser kommen die

---

1) Nach Untersuchungen von Botazzi (s. Höber, Physik. Chemie der Zelle und der Gewebe) herrscht in den Gewebssäften der marinen Krebse ein ziemlich großer osmotischer Druck. Die Färbung aber gelingt bei dem Gebrauch von stark hypotonischen Farbstofflösungen.

Objekte ohne aufsteigende Alkoholreihe durch absoluten Alkohol (möglichst kurz) in Xylol, um in Damarlack eingeschlossen zu werden. Im absoluten Alkohol habe ich die Objekte kurze Zeit zwischen zwei Objektträger gebracht und manchmal leicht komprimiert, um sie in möglichst ausgebreitetem Zustande zu erhalten.

Die Fixierung nach BETHE vermittels Ammoniumprikrat mit nachheriger Ammoniummolybdatbehandlung (vom Gebrauche des phosphormolybdänsauren Natron kann nur abgeraten werden) habe ich zuweilen versucht, ohne dieser Methode vor der ersten einen Vorzug geben zu können, da der in den Nerven durch Ammoniumpikrat abgesetzte Niederschlag viel gröber erscheint. Auch über die Unzuverlässigkeit der Ammoniummolybdatlösung kann ich keine Klage erheben; zum wenigsten fixierte sie meine Objekte treu und dauerhaft.

Ich habe auch das Toluidinblau in derselben Weise wie das Methylenblau anzuwenden versucht und meine, daß es mit Unrecht so wenig gebraucht wird. Es gibt entschieden schönere Bilder als das Methylenblau; leider aber werden damit viel weniger Nervenelemente gefärbt. Vielleicht ist das darauf zurückzuführen, daß der Farbstoff nicht frisch bezogen und nicht wie das Methylenblau rectificatum zur Injektion gereinigt wurde.

Ich habe mir viel Mühe gegeben, um eine Färbung der Nerven im Isopodendarme zu erzielen; alle Versuche, sowohl intravital wie supravital den Farbstoff anzuwenden, haben mich im Stiche gelassen, bis mir ein glücklicher Zufall gezeigt hat, daß, wenn man fast sofort nach der Injektion den Darm herauszieht (was leicht mit einer Pinzette durch Zug am hinteren Ende geschieht), gelegentlich eine Färbung der Nervenelemente auftritt. Ich habe gewöhnlich eine größere Zahl von Objekten, und zwar eines nach dem anderen, rasch injiziert und dann nach 1—3 Minuten der Reihe nach den Darmkanal herausgezogen und in die feuchte Kammer gebracht; alle operativen Eingriffe wie das Aufschlitzen, Ausbreiten etc. sind besser zu vermeiden. Die Färbung mißlingt so wie so oft, da offenbar die Färbungsreaktion in den Geweben der Isopoden entschieden ungünstig ist: selbst in den Fällen, wo die Nerven den Farbstoff aufspeichern, genügt eine kleine Falte, die den Luftzutritt verhindert, um die Färbung an solcher Stelle vollkommen ausfallen zu lassen, während z. B. bei Astacus die Nerven in der ganzen Dicke des Darmes tingiert erscheinen. Die Stärke der Lösung und das Fixierungsverfahren blieben die gleichen.

Neben der Methylenblaufärbung, mit deren Hilfe die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit gewonnen sind, habe ich andere spezifische Nervenmethoden, wie Gold- und Silberimprägnationen, angewandt, jedoch mit negativen Resultaten. Nur in einem einzigen Falle ist es mir gelungen, ein Fibrillenpräparat nach der CAJALschen Methode zu bekommen. [1) Fixierung mit 97-proz. Alkohol mit 3 Tropfen Ammoniak auf 50 ccm des Alkohols. 2) Silbernitratlösung 2,5 Proz. 3 Tage bei ungefähr 30 ° C. 3) „Entwickelung" mit Hydrochinon.] Da aber diese Färbung unter mehreren Präparaten nur an einem aufgetreten ist, und zu den weiteren Versuchen mir bald das geeignete Material (kleine Langusten) fehlte, so kann ich die obigen Angaben nicht als sicher zum Ziele führende ansehen.

Bei den Isopoden bekommt man zwar eine Nervenimprägnation mit den Goldmethoden (nach RANVIER und RUFFINI) die aber die Methylenblaufärbung nicht zu übertreffen vermag. Von seltener Schönheit ist bei diesen Crustaceen das Bild der Darmmuskulatur, welches nach der Methode von BIELSCHOWSKY zu erreichen ist, falls man nach der Formolfixierung (10—15 Proz.) und gründlichem Auswaschen in Wasser die Objekte nicht, wie BIELSCHOWSKY für das Nervensystem der Wirbeltiere angibt, 1 bis 2 Tage, sondern etwa 3 Wochen in der 3-proz. Silbernitratlösung liegen läßt (darauf folgt die Behandlung mit ammoniakalischem Silber und Goldnachfärbung). Die Nerven sind in diesem Falle auch angedeutet, aber viel zu wenig distinkt.

Ergebnisse.

1. Allgemeine Orientierung und das Muskelsystem des Darmes.

Das sich vom Kaumagen bis zum After geradlinig erstreckende Darmrohr besteht bei den Dekapoden aus zwei sowohl anatomisch wie auch physiologisch unterscheidbaren Abschnitten: einem kurzen, nur wenige Millimeter messenden Mitteldarm [1]) und einem sehr langen Enddarm. Der erstere dient mit seinen Anhängen, Hepatopankreasdrüse, Blinddärmen (letztere kommen nicht bei allen Gattungen vor) zur Verdauung und Resorption der Nahrung (JORDAN 1904) und zeigt deswegen einige Eigentümlichkeiten im histologischen Bau, wie z. B. Mangel der das Lumen auskleidenden Chitincuticula und besondere Struktur der Epithelzellen (GUIEYSSE 1907). Der hintere Abschnitt dagegen dient zur Beförderung der

---

1) Davon gibt es Ausnahmen, z. B. bei den Paguriden ist der Mitteldarm von beträchtlicher Länge.

unverdauten Nahrungsreste nach außen und besitzt ein resorptionsunfähiges Epithel, das von einer Cuticula überzogen ist. Im Enddarm ist auch die Muskulatur viel stärker entwickelt. Ich gehe zur Darstellung der letzteren bei Palinurus über.

An einem Querschnitt (Textfig. 1) sieht man, daß sie aus einer äußeren Ring- und inneren Längsmuskelschicht besteht. Die Längsmuskelfasern verlaufen in Bündel angeordnet in den wulstigen, in das Lumen des Darmes einspringenden Längsfalten, deren Zahl bei den uns interessierenden Gattungen 6 bei Astacus und 12 bei Patinurus beträgt, und deren vordere Grenze den Beginn des Mitteldarmes, woselbst sie vollkommen fehlen, scharf markiert.



Textfig. 1. Querschnitt durch den Enddarm von Palinurus. Vergr. ca. 50mal.

J. Frenzel (1885) hat richtig beobachtet, daß die Längsmuskulatur gleichzeitig ein Retraktorensystem darstellt, indem die Längsmuskelstämme unter mannigfaltiger Verzweigung schräg zum Lumen des Darmes ziehen, wo sie, zwischen die Epithelzellen eindringend, an die Cuticula inserieren (Taf. 30, Fig. 1); er nimmt aber an, daß bei Palinurus und Astacus selbständige Längsmuskeln vorhanden sein können, was ich nicht bestätigen kann, und auch bei Guieysse (1907), dem ich folgende Beschreibung entnehme, ist nichts von ihrer Anwesenheit erwähnt. „La couche musculaire qui forme, pour ainsi dire, le squelette de ces colonnes [1]), est placée à la base en groupe de fibrilles assez denses. Les fibrilles coupées transversalement à la base du groupe, sur une coupe transversale de l'intestin, s'incurvent peu à peu en se rapprochant de l'épithélium, de sorte qu'elles se présentent de plus en plus longitudinalement; les dernières, placées complètement à plat, viennent s'insérer par petits faisceaux à la couche chitineuse, fait déjà signalé par Cattaneo. Le faisceau de fibrilles se divise en s'étalant en éventail; chaque

1) Es handelt sich um Längswülste.

fibrille élémentaire se continue par une petite fibre tendon qui, ainsi que je l'ai dit plus haut, traverse les cellules et va s'insérer à la chitine. Ces fibrilles sont excessivement fines et ne mesurent que 1 à 2 μ d'épaisseur.

Tout autour de l'intestin s'étend une couche de fibres circulaires assez peu larges. Au delà on observe une couche de tissu fibreux contenant deux ou trois vaisseaux."

In dieser Beschreibung scheint mir nur der Ausdruck „en éventail" nicht vollkommen richtig zu sein, da die Fasern sich nicht in einer Ebene verteilen, sondern in ein Büschelchen ausgehen, was an einem Totalpräparat klar zu sehen ist. Bei keinem von den erwähnten Autoren habe ich eine Bemerkung darüber gefunden, ob alle Stämmchen nur in einer Richtung sich teilend zum Lumen ziehen, oder ob es solche kopfwärts und analwärts verlaufende Fasern gibt. Ein Längsschnitt, der nicht streng parallel zur Längsachse des Darmes geführt wird, zeigt, daß das letztere der Fall ist. Die ganze Anordnung der Muskelfasern ist auf der nach einem Totalpräparat etwas schematisch gezeichneten Fig. 2, Taf. 30 zu übersehen. Die Muskelfasern der einzelnen Längsfalten stehen mit denjenigen der benachbarten nicht in Verbindung. Es muß betont werden, worauf ich noch später zu sprechen kommen werde, daß die kopfwärts ziehenden und in dieser Richtung sich verzweigenden Fasern (dunkler gezeichnet) immer außerhalb der kaudalwärts gerichteten inserieren. Auf den Methylenblaupräparaten, die oft die Muskeln sehr schön gefärbt zeigen, sind die Kerne, die sonst auf Schnitten wegen des Bindegewebsreichtums schwer und unsicher zu unterscheiden sind, sehr deutlich wahrzunehmen.

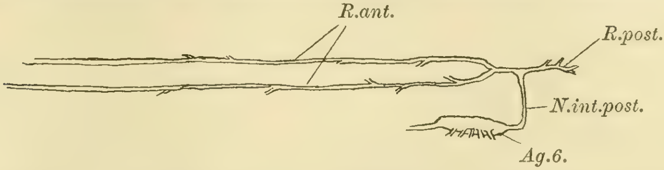
Was die Ringmuskulatur anbetrifft, so ist sie im hintersten Teile wesentlich stärker als im übrigen Enddarm, was Veranlassung gegeben hat, diesen Abschnitt, der etwa $^1/_6$ der ganzen Länge des Enddarmes einnimmt, als „Rectum" zu bezeichnen.

Das Prinzip der Längsmuskelanordnung bleibt bei Astacus das gleiche, der einzige Unterschied besteht darin, daß die Muskelstämmchen viel dicker erscheinen und viel weniger steil zum Lumen herabsteigen.

2. Innervation des Darmes der Dekapoden, insbesondere von Palinurus vulgaris und Astacus fluviatilis.

Beide Untersuchungsobjekte haben sich zum Studium der Darminnervation als sehr geeignet erwiesen, da bei ihnen das

Herauspräparieren des Darmes mit großer Leichtigkeit geschieht und die geringe Dicke der Darmwand (besonders bei Palinurus) der Beobachtung an den Flächenpräparaten, die hier in erster Linie in Betracht kommen, selbst unter den starken Vergrößerungen keine Schwierigkeiten bietet. Bei anderen von mir untersuchten Gattungen ist es entweder fast unmöglich, Totalpräparate



Textfig. 2. *Ag.6.* das 6. Abdominalganglion, *N.int.post.* Nervus intestinalis posterior, *R.post.* Ramus posterior, *R.ant.* Rami anteriores.

zu bekommen (Palaemon) oder wird die Beobachtung durch Bindegewebsreichtum (Maja, Carcinus) und starke Pigmentierung (Scyllarus) verhindert.

Die Krebse färben sich mit Methylenblau leicht, so daß ich nach einiger Uebung keine Präparate mehr bekam, auf welchen die Färbung vollständig mißlungen wäre; freilich sind alle Nervenelemente an einem einzigen Präparate nie gleich gut zu sehen, auch sind die Methylenblaubilder der Innervation des Astacus- und Palinurusdarmes nicht identisch, was teils auf wirklichen Unterschieden in der Nervenanordnung, teils auf dem Vorzug, mit welchem gewisse Nervenelemente bei beiden Objekten den Farbstoff aufspeichern, beruht. Das allgemeine Bild des Nervenverlaufes muß man sich also aus verschiedenen Präparaten von beiden Objekten zusammenstellen.

Wenn man ein gut gelungenes Präparat mit schwacher Vergrößerung übersieht, so erkennt man leicht den von Krohn und Lemoine beschriebenen **Nervus intestinalis posterior.** Dieser ist ein dicker, aus vielen Fasern sich zusammensetzender Strang, der sich, sobald er den Darm erreicht, in zwei Aeste teilt, einen nach hinten verlaufenden Ramus posterior und einen anderen, der sich sofort abermals in 2 Rami anteriores teilt; manchmal gehen alle 3 Aeste von einer Stelle aus, so daß eine Dreiteilung des Hauptstammes stattfindet.

Alle diese Hauptäste geben zahlreiche Zweige ab, die, sich weiter teilend, ein Geflecht bilden, das ich als Grundplexus bezeichnen will. Von dickeren, aus vielen Fasern bestehenden Nerven dieses Grundplexus gehen dann dünnere, aber ebenfalls aus

mehreren Fasern sich zusammensetzende Zweige aus, die sich direkt zu den Ring- und Längsmuskeln begeben, zwischen dieselben eindringen und mit vielen Teilästen die Muskelfasern begleiten, indem ein Endplexus gebildet wird.

Die beiden Ausdrücke Grund- und Endplexus entnehme ich Hofmann (1907), von denen er bei der Beschreibung der Chromatophoreninnervation der Cephalopoden „nach Analogie mit den bekannten Verhältnissen in der glatten und ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere“ Gebrauch gemacht hatte.

Die in der Wirbeltierhistologie gebräuchlichen Bezeichnungen „intra-“ und „perimuskulärer Plexus“ will er durch den Ausdruck „Endplexus“ ersetzen, da der letztere nichts über den Verlauf der Nerven in den Muskeln prämittiert. Der Unterschied zwischen dem Grund- und intramuskulären Plexus wird im Amphibienherzen folgendermaßen geschildert: „Während die Richtung der Bündel im Grundplexus im allgemeinen unabhängig ist von der Anordnung der Muskulatur, halten die Fäden des intramuskulären Plexus im ganzen und großen die Richtung der Muskelbündel ein, indem sie lange Strecken den einzelnen Muskelzellen parallel laufen, wobei sie allerdings gelegentlich umbiegen oder seitlich abschwenken, um sich zwischen andere Muskelzellen einzuschieben, oder gar auf benachbarte oder kreuzende Muskelbündel überzugehen“ (zit. nach Hofmann [1907] p. 372).

Diese Beschreibung könnte auch für unseren Fall vollständig passen mit der einzigen Bemerkung, daß der Ausdruck „Muskelzellen“ besser durch „Muskelfasern“ zu ersetzen wäre. Um jedoch nicht vorauszugreifen, will ich auch vorläufig schlechthin von einem „Endplexus“ sprechen.

Selbstverständlich ist das Bild der Innervation von den beiden Muskelschichten des Darmes verschieden, was besonders an dem Endplexus deutlich wird, da die Anordnung desselben von der Richtung der Muskelfasern abhängig ist. Zum Studium der Ringmuskelnerven eignet sich am besten der hintere oder „rektale“ Abschnitt des Enddarmes von Astacus.

Der Ramus posterior, der dieses „Rectum“ versorgt (aber nicht allein, da auch von den beiden Rami anteriores und vom Hauptstamme selbst mehrere kleinere Rami recurrentes zu demselben Darmabschnitt hinziehen), gibt noch viele weitere Aeste ab, die sich außerordentlich reich in der Ringmuskulatur verteilen; an gelungenen Präparaten sieht man eine solche Menge von Nervenfasern, daß man die Worte Rina Montis, die Mangold in seinen „Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden“ zitiert, außerordentlich zutreffend findet: „La ricchezza dei nervi . . . . . è così grande

che le mie descrizioni non ne possono dare un'idea" (Taf. 31, Fig. 6).

Die zu der Längsmuskulatur ziehenden Nervenfasern sind in diesem Abschnitte des Darmes wegen der Mächtigkeit der Ringmuskulatur weniger vollständig gefärbt und nicht so leicht wie im Gebiete der Rami anteriores der Beobachtung zugänglich. Man sieht jedoch, wie die zum Grundplexus gehörenden Nerven einen Teil der Fasern in die Tiefe zu den Längsmuskeln entsenden, während der andere, oberflächlichere, für die Ringmuskeln bestimmt ist. (Die Fig. 6, Taf. 31, die aus zwei Stellen desselben Präparates kombiniert ist, zeigt ein Fragment der Ringmuskelnerven neben dem Endplexus aus der Längsmuskulatur.)

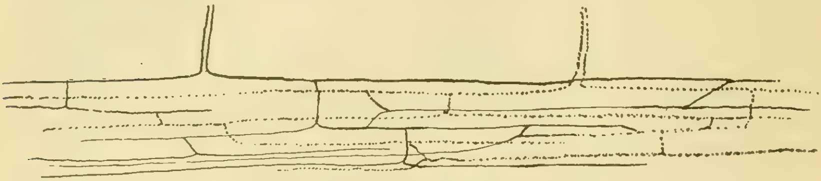
Die beiden Rami anteriores sind, trotz der Abgabe von vielen kleineren und größeren Nervenfaserbündeln, bis zum Mitteldarm als dicke, im Grundplexus dominierende Stränge zu verfolgen, wie es schon von Krohn (1834) beobachtet wurde; seine Angabe ist demnach richtiger als die viel spätere von Lemoine (1868), der nur einen Nerv bis in den vorderen Teil des Enddarmes hinein verfolgen konnte.

In der Tat ziehen zum Mitteldarm nicht nur die beiden Rami anteriores, sondern auch einige dünnere Zweige. In diesem Abschnitte färben sich die Nerven sehr selten; es zeigt sich, daß sich die Hauptstämme (Rr. anteriores) hier nicht erschöpfen, vergeblich aber habe ich mir Mühe gegeben, ihres weiteren Verlaufes, der nach Lemoines Vermutung zu den Genitalorganen Richtung nehmen soll, ansichtig zu werden. Am nächsten läge die Annahme, daß sie sich zur Hepatopankreasdrüse („Leber") begeben. Die Methylenblaufärbung versagt hier vollständig, wofür ich die ungünstige Einwirkung des Drüsensekretes auf die Färbungsreaktion verantwortlich mache, die sich auch im Mitteldarm fühlbar machte. Daß das Methylenblau wie alle anderen „spezifischen Nervenmethoden" launenhaft färbt, ist bekannt. Außer in dem eben erwähnten Falle unterbleibt mit seltenen Ausnahmen die Färbung der Nerven in der Ringmuskulatur im ganzen vorderen Abschnitte des Enddarmes. Das beweist durchaus nicht, daß da ein Mangel an Nervenelementen wäre, im Gegenteil, nach einigen Stellen kann man den Schluß ziehen, daß die Nervenversorgung auch in der Ringmuskulatur außerordentlich reich ist. Dieses Verhalten erscheint um so merkwürdiger, wenn man bedenkt, daß dem zur Färbungsreaktion nötigen Luftsauerstoff viel leichterer Zutritt zu der Ringmuskulatur als zu der tiefer gelegenen Längs-

muskulatur, woselbst sich indessen die Nerven vorzüglich färben, geboten wird.

Ueber den Verlauf der Nerven in der letzteren orientiert man sich am besten, wenn man die Fig. 6 (Taf. 31) und Fig. 16 (Taf. 34) mit dem Schema (Textfig. 3) vergleicht.

Vom Grundplexus ziehen zu den Längsmuskeln, keine Regel-



Textfig. 3.

mäßigkeit in der Anordnung zeigend, größere und kleinere Nervenfaserbündel. In den Längsmuskeln angelangt, teilen sie sich unter Bildung eines stumpfen Winkels, wobei der eine Teilast kopfwärts, der andere kaudalwärts zieht und mit den vom anderen Nerven herkommenden Fasern in Anastomosen eintritt. Die von diesen nach allen Seiten abzweigenden Stämmchen dringen in die Tiefe und verzweigen sich in gleicher Weise. Derselbe Teilungsmodus wird mehrmals wiederholt, so daß das ganze Muskelbündel von Nerven durchsetzt wird, die aber in ihrer Anordnung die Richtung der Muskelfasern wiedergeben (Endplexus). Die Abbildungen können keine vollständige Vorstellung von diesem Endplexus geben. Erstens sind in der Fig. 16 (Taf. 34) nicht alle Muskelfasern mitgezeichnet (die Muskelbündel sind viel dicker), zweitens gibt die Fig. 6 (Taf. 31) nicht plastisch genug die verschiedenen Ebenen, in welchen sich die Nerven vorfinden, wieder. Auch konnten nicht alle Fasern, die man bei verschiedener Einstellung der Mikrometerschraube zu Gesicht bekommt, abgebildet werden.

Unterschiede zwischen den Darm- und den Körpernerven.

In der Darstellung der Darmnerven wurden einige Punkte berührt, die auf gewisse Unterschiede zwischen ihnen und der zur Versorgung der Skelettmuskeln der Krebse dienenden hinweisen. Um Wiederholungen zu vermeiden, habe ich diese Punkte absichtlich nicht näher erörtert, um dann diesen Unterschied, der vermutlich funktionell nicht bedeutungslos ist, klarzulegen. Sie

beruhen erstens auf der Struktur der Fasern, und dann auf ihrem Verlauf.

a) Struktur der Fasern. Im Jahre 1857 hat HAECKEL, der in seiner berühmten Abhandlung „Ueber die Gewebe des Flußkrebses“ dem Nervensystem große Aufmerksamkeit geschenkt hat, trotz der damaligen primitiven Technik einige Besonderheiten im Bau der sympathischen Nerven beobachten können.

„Die Röhren[1]) haben .... ihren eigentümlichen Charakter, die geringe Breite, die Zartheit und Blässe der Scheide, die eigentümlich variköse Gerinnung des Inhalts. An diesen Merkmalen erkennt man sie leicht in dem ganzen Geflecht wieder, mit welchem der Magen von allen Seiten übersponnen ist, und ebenso an den beiden seitlichen Darmnerven, welche, wie KROHN fand, sonderbarer Weise mit einem gemeinsamen Stämmchen vom letzten Bauchmarksknoten entspringen“ (p. 538).

Die Methylenblaubilder bestätigen die Richtigkeit der Beobachtungen HAECKELS. Die Dicke der Nervenfasern ist im allgemeinen viel geringer als in allen Skelettmuskelnerven, auch zeigen sie selbst in den Hauptstämmen die Neigung zur Varikositätenbildung, was in einem Grundplexus bei den Körpernerven nicht vorkommt. Nur bei größeren Krebsexemplaren bleibt die Varikositätenbildung in den Hauptstämmen aus; in solchen Fällen kann man hier und da eine Feinstreifung der Fasern (Fibrillen) sehen.

In keinem Falle erreichen die einzelnen Nervenfasern die gleiche Dicke, wie sie in den Körpernerven desselben Kalibers zeigen. Dementsprechend ist deren Zahl in den Darmnerven viel größer. So konnte ich bei Astacus im Hauptstamme vor der Verzweigung etwa 60 Fasern zählen, in einem Ramus anterior im vordersten Viertel des Enddarmes 30—40. Wahrscheinlich ist die wirkliche Zahl noch größer, da man nie wissen kann, ob alle Fasern gefärbt sind; gewöhnlich sind nur oberflächlichere und dickere vom Farbstoff angegriffen, die mehr zentral gelegenen bleiben unsichtbar. Die Dicke der Fasern ist verschieden, der Durchmesser aber schwankt „bei weitem nicht in solchen Extremen wie im Cerebroventralsystem“ (HAECKEL, l. c. p. 539).

---

1) Ich muß bemerken, daß HAECKEL, trotz dieser alten Bezeichnung, die einer Vorstellung von den Nerven als von einem System der Röhren mit halbflüssigem Inhalt entsprach, in derselben Schrift eine Primitivfaserhypothese, die den modernen Anschauungen über die Bedeutung der Nervenfibrillen sehr nahe steht, theoretisch zu begründen versucht hat (s. auch MANGOLD 1905).

Die Scheide (Hülle) der einzelnen Nervenfasern ist sehr zart und selten wahrzunehmen. Stellenweise sieht man längliche dunklere Verdickungen, die wahrscheinlich als Kerne gedeutet werden können. In den dünneren Fasern ist davon nichts zu sehen.

Weitere Beobachtungen HAECKELS beziehen sich auf die Teilung der Nerven:

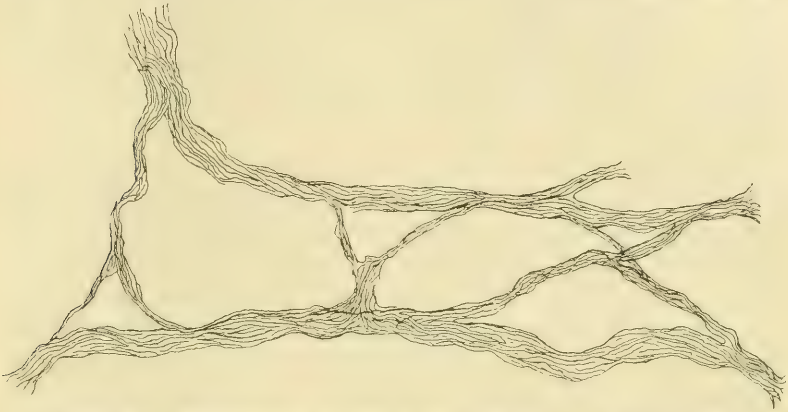
„Die allermeisten Röhren haben nahezu gleiche Breite, und dasselbe gilt auch von ihren Bifurkationen, welche deshalb wiederum ein ganz anderes Bild geben, als die der Körpernerven. Bemerkenswert ist dabei auch, daß, während bei letzteren gewöhnlich die Summe der beiden Zwillingsäste dem Lumen der Mutterröhre gleichkommt, bei den sympathischen Röhren dagegen meist alle drei (Stamm und beide Zweige) ganz gleich sind.“

Diese Beschreibung und die nach einem Nervenpräparat aus dem Magengeflecht gezeichnete Abbildung finde ich, was die Dicke der aus der Teilung hervorgehenden Aeste anbelangt, vollkommen zutreffend, daß aber alle Fasern der dickeren Nerven, in die Teiläste übergehend, sich spalten sollen, scheint mir nicht vollkommen richtig zu sein; man sieht im Gegenteil oft, wie manche dünnere Fasern, ohne sich zu verzweigen, in die Aeste der Hauptstämme übergehen. Daß dabei die Nerven an Durchmesser wenig einbüßen, ist dadurch zu erklären, daß sie durch die langen Fortsätze der weiter zu beschreibenden Ganglienzellen verstärkt werden.

Der Winkel, unter welchem die Nervenzweige abgehen, ist im Gegensatze zu dem regelmäßig spitzen der Skelettmuskelnerven sehr verschieden: bald ein spitzer oder ein rechter, bald ein stumpfer; wenn die Nervenzweige (manchmal von ansehnlicher Dicke) die Richtung nach hinten einschlagen, kann er in den Längsmuskeln sogar 180° erreichen.

b) Anastomosen. Während es MANGOLD „überhaupt nicht ein einziges Mal gelungen ist, im Bereiche der quergestreiften Skelettmuskeln der Arthropoden eine einwandfreie oder auch nur mit einiger Sicherheit als solche anzusprechende nervöse Anastomose aufzufinden“, sind solche zwischen den Darmnerven reichlich vorhanden, und zwar nicht nur im Endplexus, wo eine Täuschung möglich wäre, sondern im Verlaufe der größten Stämme, so daß jeder Zweifel an ihrem Vorhandensein ausgeschlossen ist. Die Dicke und Länge der anastomosierenden Aeste ist sehr verschieden. Eine Regelmäßigkeit in ihrem Verlauf kommt nicht vor. Man sieht manchmal, wie ein dickeres Faserbündel, aus einem Nerven heraustretend, quer über den Darm herüberzieht, indem es unter-

wegs Aeste an die Muskulatur abgibt, um dann in einen anderen Nerv überzugehen, woselbst die Richtung der Fasern eine der ersteren entgegengesetzte ist. Manchmal treten die Fasern wieder in denselben Nerven ein, von dem sie sich abgezweigt haben. Es macht den Eindruck, daß die Nerven des Grundplexus sich in einem sehr weitmaschigen Geflecht ausbreiten.



Textfig. 4. Anastomosen im Grundplexus (Enddarm von Astacus). Vergr. ca. 40mal.

Ein Fragment von solchem Geflecht, das sich allerdings selten färbt, habe ich in der Textfig. 4 abzubilden versucht.

Von dem Anastomosieren der dickeren Fasern im Endplexus konnte ich mich, wie erwähnt, öfters überzeugen. Ob auch die dünnsten Fasern ein solches Verhalten aufweisen, kann ich nicht mit solcher Sicherheit behaupten. Die Frage nach der letzten Endigung der Nerven in den Muskeln bleibt noch immer im Dunklen. In Uebereinstimmung mit Mangold konnte ich für meine Objekte feststellen, daß Endknöpfchen, Endbäumchen und alle derartigen Gebilde als Kunstprodukte zu deuten sind, deren Bildung, die dann stattfindet, wenn sich die Färbung von den feinsten Fasern zurückzieht, man unter dem Mikroskop beobachten kann. Ueberhaupt scheint mir die Methylenblaumethode in ihrer jetzigen Färbungsart, bei welcher die Deformierung der Fasern (Varikositäten!) die Regel ist und der wichtige Bestandteil der Nerven — die Fibrillen — nicht differenziert wird, wenn sie auch am leichtesten die Nerven zu verfolgen erlaubt, nicht dazu berufen zu sein, unsere Kenntnisse über die Endigung der Nerven in den Muskeln zu erweitern, vielmehr ist das von der Vervollkommnung der Fibrillenfärbungs-

methoden zu erwarten. Mit letzteren aber konnte ich bei meinen Objekten nicht viel erzielen.

Mangold nimmt an, daß die dünnsten Nervenfasern in den Skelettmuskeln der Arthropoden frei endigen. Für die Darmnerven scheint mir die Annahme eines solchen Endigungsmodus zweifelhaft zu sein. Allerdings ist die Frage nicht leicht zu entscheiden, da die Beobachtung durch die verwirrende Menge der oberflächlicher gelegenen Fasern erschwert wird und die Schnittmethode, zu der ich auch griff, kaum etwas helfen kann, aller Wahrscheinlichkeit nach aber ist in der Längsmuskulatur ein kontinuierliches Netz ausgebreitet.

Es wurde in keinem Falle beobachtet, daß der Endplexus, der sich in den Muskelbündeln des einen Längswulstes des Enddarmes ausbreitete, in einer Kommunikation mit dem Endplexus des benachbarten Wulstes stünde. Es ist demnach auseinanderzuhalten, daß im Grundplexus die Nerven über den ganzen Darm durch Anastomosen verbunden sind, während der Endplexus in der Längsmuskulatur in der Zahl von 6 oder 12 (entsprechend der Zahl der Längsfalten) in die Länge ausgezogener Netze vorkommt.

Nicht ohne Einfluß auf die obige Annahme einer Kontinuität im Endplexus sind die Resultate der Untersuchungen über die

Darminnervation der Isopoden

geblieben, über die ich trotz ihrer Mangelhaftigkeit kurz berichten will. Als Untersuchungsobjekte dienten Oniscus, Porcellio und Armadillidium. Die gröberen anatomischen Verhältnisse sind von B. Němec (1896) folgendermaßen geschildert:

„Die Isopoden (meine Angaben betreffen hauptsächlich die Oniscodeen und speziell die Gattung Porcellio) besitzen ein vorderes und ein hinteres Eingeweidenervensystem. Das vordere innerviert den Oesophagus, Kaumagen und die Hepatopankreassäcke. Das hintere verbreitet sich über den Mastdarm und den ganzen Mitteldarm . . .“ (Zool. Anz., p. 477).

Aus der verschmolzenen Masse der Postabdominalganglien treten nur paarige Nerven aus, und zwar gibt es deren 4—5 Paare. Die Nerven des letzten Paares sind am stärksten. Dieselben begeben sich zu den Uropoden (Kaudalanhängen). Unter dem Mastdarme jedoch entspringen aus ihnen beiderseits an demselben Orte zwei Nervenzüge. Der schwächere zieht direkt zur Analklappe und innerviert hier die Muskeln derselben. Der andere, viel stärkere, wendet sich bogenförmig hinauf und zurück zu dem Mastdarme, wo er mindestens 5 Aeste an die sphinkterartigen Muskeln desselben abgibt. Ein starker Ast wendet sich nach vorn und, an dem eigentlichen Mitteldarm angekommen, gabelt er

sich in zwei Nerven, die man parallel am Darme fast bis zum Kaumagen verfolgen kann“ (ibid. p. 479).

Man sieht, daß mit Ausnahme des indirekten Ursprungs des Nervus intestin. post. aus dem letzten Abdominalganglion in der Art der Nervenverteilung im großen und ganzen eine Analogie mit den Verhältnissen bei den Dekapoden besteht. Die beiden Darmnerven (wir wollen sie auch als Rami anteriores des N. int. post. bezeichnen) konnte ich auf den nach Methylenblau-, Gold- und Bielschowskys Methoden gefärbten Präparaten bis zum Kaumagen verfolgen und kann das gleiche, wie bei den Dekapoden, bestätigen, nämlich, daß sich die Nerven hier nicht erschöpfen und sogar an Durchmesser, der während des ganzen Verlaufes fast der gleiche bleibt, kaum etwas verlieren. Eine Unterscheidung zwischen einem Grund- und Endplexus ist kaum zur Darstellung des Nervenverlaufes nötig. Die von den Rami anteriores ausgehenden Aestchen, die miteinander anastomosieren, legen sich mit ihren feineren Verzweigungen an die Muskelfasern, die ebenfalls miteinander in Verbindung treten. Die Anordnung der aus einzelnen Längs- und Ringfasern bestehenden Muskulatur erleichtert die Beobachtung sehr, leider sind die Nerven, wie schon gesagt, sehr selten gefärbt. Am leichtesten ist die Nervenversorgung der Ringmuskulatur an den Stellen des Darmes, wo sie nicht durch die Längsmuskelfasern verdeckt wird, zu studieren.

In der Fig. 17 (Taf. 34) sieht man ganz deutlich, wie die Zweige von den Hauptstämmen in kontinuierlichem Zusammenhang stehen (auf die an der einen Hälfte der Zeichnung abgebildeten rundlichen Elemente wolle man vorläufig nicht achtgeben).

Im Bereiche des sogenannten Sphinkters, der im vor- und drittletzten Körpersegmente aus starken Ringmuskeln besteht, konnte ich ebenfalls eine reiche Nervenverteilung konstatieren, die vermutlich nach demselben Prinzip erfolgt, nur daß hier die Nervenfasern sich zwischen die Muskeln einschieben, so daß der im vorigen Falle perimuskulär liegende Plexus zu einem intramuskulären wird.

Was den Winkel, unter welchem die dünneren Aeste von den Hauptstämmen abzweigen, anbelangt, so ist er, wie in den Darmnerven der Dekapoden, sehr verschieden. Die abzweigenden Nerven gewähren oft den Anblick, als ob in sie solche Fasern aus einem Hauptstamme hineintreten, die in demselben vom Kopfe her kaudalwärts ziehen und nicht kopfwärts, wie man erwartet hätte.

Ganglienzellen in der Darmwand der Krebse.

Außer den obengeschilderten Nerven treten mit Methylenblau zweierlei Elemente gefärbt auf: 1) Zellen, deren nervöse Natur keinem Zweifel unterliegt, 2) Zellen, deren Definition unbestimmt bleiben muß und die ich schlechtweg als „sternförmige Zellen“ bezeichnen will.

a) Die Ganglienzellen, deren Zahl auf etwa 3—4000 zu schätzen ist, sind in der ganzen Länge des Darmes regelmäßig verbreitet. Sie sind mit wenigen Ausnahmen bipolar und ein wenig flachgedrückt (man vergleiche die Fig. 12a [Taf. 32] mit den anderen).

Ihre Länge, die bei der Languste relativ geringer ist, scheint vom Alter des Individuums abhängig zu sein und schwankt zwischen 20 und 40 μ. In anderen Beziehungen sind die Zellen der beiden Untersuchungsobjekte vollständig gleich. Ihre Kerne sind groß und färben sich gleichmäßig dunkel (in den meisten Fällen, da ich den Prozeß der Färbung so lange als möglich fortführte, um auch die Fortsätze, die den Farbstoff aufspeichern, tingiert zu bekommen, sehen die Zellen ganz dunkel aus, ohne sogar die Kerne differenziert zu zeigen). Man muß sie deshalb an den halbgelungenen Präparaten studieren; am schönsten treten sie nach der Toluidinblauinjektion auf. Aber auch in diesem Falle kann man von der feineren Struktur nicht viel sehen, man bemerkt nur einen großen Kern, der manchmal ein Gekräusel feiner Fäden in sich birgt; bei der geringen Mazeration, die oft nach der Fixierung mit Ammoniummolybdat eintritt, läßt sich eine zarte Membran der Zellen bemerken.

Jeder Zweifel an der nervösen Natur der beschriebenen Elemente wird durch die Resultate der Färbung mit der Cajalschen Methode, welche die Fibrillengitter in den Zellen (bei Palinurus) zum Vorschein bringen, beseitigt (Taf. 30, Fig. 3, 4, 5).

Ob in diesem Gitter die Fibrillen miteinander in Verbindung treten oder bloß ein Geflecht bilden, kann ich auf Grund meiner Präparate nicht entscheiden — was sie mir zeigten, habe ich in den Abbildungen wiederzugeben versucht. Die Zahl der Fibrillen in einem Fortsatz konnte auch nicht bestimmt werden, da sie dort meist wie verklebt erscheinen.

Die Ganglienzellen sind in der Regel bipolar, zuweilen — allerdings selten — trifft man aber auch tripolare Zellen (Taf. 31, Fig. 7), deren Anwesenheit ich lange Zeit für unsicher gehalten

habe, bis das Fibrillenpräparat die Frage entschied (Taf. 30, Fig. 4 und 5 *tr*). Man sieht, daß der eine Fortsatz schwächer als die beiden anderen sein kann. Eine bestimmte Regelmäßigkeit im Auftreten oder Anordnung dieser Zellen konnte nicht beobachtet werden, auch scheint mir, daß ihnen keine besondere Funktion zukommt und daß sie als seltenere „Varietäten“ der bipolaren Zellen zu deuten sind.

Der eine Fortsatz der bipolaren Zellen [1]) zieht zum Lumen hin und dringt zwischen die Epithelzellen ein, um dort frei zu endigen; ob er die Cuticula durchbohrt, konnte nicht konstatiert werden, da man auf den Schnitten die Cuticula immer von den Epithelzellen (wahrscheinlich durch die Einwirkung des Ammoniummolybdats) losgetrennt erhält. Eine Beziehung zu den feinen Chitinhärchen, mit denen die Cuticula des Palinurusdarmes besetzt ist, konnte nicht beobachtet werden und scheint auch nicht zu existieren, da die Zahl der Härchen, die alle unter sich gleich sind, viel größer als die der Zellen ist.

Der von dem entgegengesetzten Pol ausgehende Fortsatz schlägt die Richtung mehr oder weniger direkt zu der Außenwand des Darmes ein, indem er sich unterwegs mit den gleichen Fortsätzen der anderen Zellen verbindet.

Ich glaubte einige Zeit annehmen zu dürfen, daß es Zellen gebe, deren beide gleichlange Fortsätze in die anderen Zellen übergehen. Es hat sich aber herausgestellt, daß in diesen Fällen, wo die Färbung am besten gelingt, alle Zellen gleichartig sind und jede mit einem Fortsatz frei im Epithel endigt. Der andere längere Fortsatz scheint ebenfalls nicht mit den Zellen, neben welchen er vorbeizieht, in Verbindung zu treten, sondern vereinigt sich erst mit den Fortsätzen der letzteren in ein Bündel. Dabei kommen

---

1) Als ich schon meine Untersuchungen abgeschlossen hatte und die Literatur über die anderen Fragen aus der Darmhistologie der Krebse durchgesehen habe, fand ich im Aufsatze WALLENGRENS „Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sogenannten Intestinaldrüsen bei den Dekapoden“ (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX, p. 323) folgenden Passus: „Um die Ausbreitung der in den Wänden des Hinterdarmes gelegenen bipolaren Nervenzellen, von denen ich schon früher mit Methylenblau schöne Bilder bekommen hatte, näher zu studieren, versuchte ich die von RETZIUS in seiner letzten Arbeit (Biol. Untersuch., Bd. X, Stockholm 1899) mit so schönem Erfolg angewandte Versilberungsmethode. Zwar konnte ich nicht die peripheren Ausläufer der Zellen finden, aber ich bekam die Mündungen der Intestinaldrüsen sehr distinkt schwarz gefärbt usw.“

(vielleicht nur künstliche?) Verklebungen einiger Fasern vor, niemals aber wird aus vielen Fortsätzen eine einheitliche dicke Faser gebildet. Ueber das Gesagte kann man sich leicht an den Fig. 8, 9 (Taf. 31), Fig. 13, 14 (Taf. 32), Fig. 15 (Taf. 33), Fig. 16 (Taf. 34) orientieren (die schwach gefärbten multipolaren Zellen an der Fig. 8 und 9 wolle man vorläufig außer acht lassen). Man bemerkt, daß zu den gemeinsamen Bündeln oft von den ziemlich entfernten Zellen Fortsätze geschickt werden, die bei dem Astacus meist in der Längsrichtung, bei Palinurus auch quer über die Darmwand ziehen. Ihr Verlauf bei Astacus ist sehr schwer zu verfolgen, und die Aufschlüsse über ihr Schicksal sind hauptsächlich auf Grund der Präparate vom Palinurusdarm gewonnen. Auf den Abbildungen habe ich versucht, die verschiedenen Ebenen, in welchen sich die Nervenelemente befinden, durch verschiedene Abtönung der Farbe wiederzugeben. Um eine Vorstellung von der Verbreitung der Ganglienzellen zu geben, habe ich alle diejenigen, die im Gesichtsfelde des Mikroskopes zu finden waren (Vergrößerung 60mal) in die Fig. 14 (Taf. 32) mit dem Zeichenapparat eingetragen; gleichzeitig sieht man auch, wie die nach oben aufsteigenden (dunkler gezeichneten) Fasern sich zu Bündeln anordnen. Auf die letzteren wurde beim Zeichnen der Fig. 15 (Taf. 33) das Hauptaugenmerk gelegt, andere dagegen, auf demselben Präparate gefärbte Elemente mußten der Klarheit des Bildes halber in der Zeichnung teilweise weggelassen werden. Durch diese Figur wird das längere Beschreiben überflüssig gemacht, man wolle nur folgende Punkte beachten. Aus den Fortsätzen der Ganglienzellen wird an der Oberfläche des Darmes (außerhalb der Ringmuskelschicht) ein Geflecht gebildet, in dem die Fasern in zahlreichen Anastomosen nach allen Richtungen hin verlaufen. Oft ist zu sehen, wie die aus einem Bündel ziehenden Fasern nach Erreichen dieses Geflechtes verschiedene Wege einschlagen. Der größte Teil der Fasern zeigt eine Tendenz kaudalwärts zu ziehen, und in dieser Richtung sieht man diese Fasern verlaufen, in einige dickere Bündel vereinigt, die im ganzen Geflecht dominieren. (In der Fig. 15 ist keines von diesen angetroffen worden.)

Das ganze Geflecht tritt zu dem Grundplexus, der vom Nervus intest. posterior gebildet wird, in engere Beziehungen, indem die Wege des letzteren durch die Fasern des ersteren benutzt werden und höchstwahrscheinlich ziehen die Nerven beider nebeneinander zu den Muskeln. (Man beachte in der Fig. 15 [Taf. 33] den dicksten Nervenstrang und seinen großen Ast, die zentraler Her-

kunft sind, wie sie mit dem allgemeinen Geflecht in Verbindung bleiben; einige Andeutungen an die Muskelnerven sind bei *Rmn* und *Lmn* zu sehen).

Selbst in den Hauptstämmen sind diese aus den Fortsätzen der Ganglienzellen sich zusammensetzenden Faserbündel, die meist kaudalwärts ziehen, zu finden. Erst jetzt wird das früher Gesagte klar, daß die Hauptstämme an Durchmesser wenig verlieren, weil sie durch die Fortsätze der Ganglienzellen verstärkt werden. Es sei noch hervorgehoben was früher verschwiegen wurde, daß dies offenbar dieselben Fasern sind, die in die Teiläste der größeren Nerven übergehen, ohne früher eine Teilung zu erleiden.

Es ist mir nicht gelungen, eine Faser von dem Punkte des Austritts aus einer Ganglienzelle in ihrem weiteren Verlaufe im Geflechte zu verfolgen, ohne sie in der verwirrenden Menge der anderen Fasern aus dem Auge zu verlieren. Deshalb ist es mir nicht möglich, aus den anatomischen Daten ein Schema der Nervenverteilung zu konstruieren.

Es kann sonderbar erscheinen, daß, wenn eine solche Verbindung der beiderlei nervösen Elemente besteht, in der früheren Darstellung des Verlaufes des Nervus int. post. nur von diesem die Rede war, jetzt dagegen in denselben Nervensträngen Fasern von verschiedener Herkunft unterschieden werden. Nun ist dies dadurch zu erklären, daß die Ganglienzellenfortsätze im Astacusdarme in ihren peripheren Bahnen hartnäckig der Färbung widerstehen, so daß ich berechtigt war zu glauben, nur oder in weit überwiegender Zahl die Fasern des N. int. post. vor mir zu haben, bei Palinurus dagegen ist das Entgegengesetzte der Fall, da in den Hauptstämmen (zentraler Herkunft) nur die dickeren Fasern, von denen die Ganglienzellenfortsätze als feinere Faserbündel leicht unterschieden werden können, gefärbt erscheinen. Ihre Zahl ist groß und die Verflechtungen so mannigfaltig, daß die bestgefärbten Stellen des Präparates nicht gezeichnet werden konnten, ohne durch das Zusammendrängen der in verschiedenen Ebenen liegenden Elemente auf einer Fläche zu falschen Vorstellungen über ihre Anordnung Anlaß zu geben.

Im Vergleich mit diesen Verhältnissen bei Palinurus scheint bei Astacus ein gewisser Unterschied zu herrschen, indem ein Teil der Ganglienzellfortsätze sich in die Stämme des Grundplexus einschiebt, wo er kaudalwärts verläuft, während die anderen Zellenfortsätze direkt in den Endplexus übergehen (Taf. 34, Fig. 16). Die Richtung der Fasern konnte nicht konstatiert werden. Un-

abhängig von diesen gehen manche Fasern nach vorn, über ihren weiteren Verlauf gibt die anatomische Erforschung keine Aufschlüsse. Ein ähnliches, oberflächliches reiches Fasergeflecht wie bei Palinurus konnte nicht beobachtet werden.

Ueber die

Ganglienzellen (?) im Darme der Isopoden

kann ich nichts Bestimmtes mitteilen. Die Onisciden, auf welche ich wegen der Leichtigkeit der Präparation, geringen Dicke der Darmwand und günstigen Lage der Muskulatur große Hoffnungen hegte, haben mir eine unangenehme Täuschung bereitet. Es ist schon erwähnt worden, daß die Färbung der nervösen Elemente nur an der Oberfläche vorkommt. Darum ist die Färbung der Ganglienzellen (wenn sie überhaupt vorhanden sein sollten, was wohl zu denken ist) fast unmöglich gemacht. Wenn aber auch trotzdem einige Elemente als Ganglienzellen gedeutet werden könnten, so schließt eine unangenehme Komplikation in der Färbung jede Sicherheit aus. Es treten nämlich in den Nerven, die sonst aus dünnen Fasern bestehen und längliche, offenbar zu dem einhüllenden Bindegewebe gehörende Kerne unterscheiden lassen, manchmal massenhafte vakuolenartige Varikositäten auf, die an einigen Stellen den Kernen oder selbst den kleinen Zellen täuschend ähnlich sind (Taf. 34, Fig. 17).

Solche Kunstprodukte (vielleicht manchmal Kerne?) sind oft als Ganglienzellen gedeutet worden [siehe darüber Hofmann (1907) und Holmgren (1907, Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXI, p. 207)]. Da die Fibrillenmethoden mir versagten, so muß ich, um nicht in Unsicherheiten zu verfallen, die Frage nach dem Vorkommen der Ganglienzellen im Isopodendarme offen lassen.

b) Die sternförmigen Zellen (Taf. 31, Fig. 10), die ich nur bei Astacus beobachten konnte, sind von unregelmäßiger Gestalt und scheinen ein wenig flachgedrückt zu sein. Sie liegen unmittelbar dem Epithel an und scheinen manchmal Fortsätze zwischen die Epithelzellen einzuschieben. Es muß hervorgehoben werden, daß die Färbung der Fortsätze (die in der Zahl von 5—10 vorkommen) nie eine ganz deutliche ist; bald sind die Varikositäten vorhanden, bald hat man ganz dünne Fädchen vor sich, die oft wie durch ein Schwimmhäutchen verbunden sind. Es macht manchmal den Eindruck, daß der Farbstoff von einer Zelle auf die nebenliegenden Bindegewebsfasern übergeht und so das Bild einer multipolaren Zelle vorgetäuscht wird. Obwohl das in der

Tat vorkommen kann, so ist doch das Vorhandensein der sternförmigen Zellen als sicher zu betrachten. Die Bezeichnung habe ich A. S. Dogiel entnommen, der sie für ähnliche Gebilde in der Wirbeltierhistologie, die früher wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Nervenzellen als solche beschrieben wurden, nach ihm aber auf Grund von vielen Untersuchungen zu Bindegewebselementen zu rechnen sind, gebraucht hatte. Dogiel hat diese Zellen in sehr verschiedenen Organen gefunden, so im Darme, im Centrum tendineum des Diaphragmas, in der sehnigen Haut der Bauchmuskeln, in den Wänden der Blutgefäße und im Unterhautzellgewebe.

Von den letzteren schreibt er:

„In dem Unterhautzellgewebe bildeten die erwähnten Zellen, indem ihre Fortsätze sich untereinander verbanden, ganze Netze und erinnerten außerordentlich an jene peripheren Nervenzellen, welche von mehreren Forschern für viele wirbellose Tiere beschrieben wurden“ (Arch. f. Anat. u. Phys., 1899, p. 153).

Gerade für Astacus ist dieser Vergleich passend. Die oben geschilderten, sternförmigen Zellen gleichen in vielen Beziehungen den in der Peripherie des Krebses liegenden Elementen, deren Natur bis jetzt zweifelhaft ist. Es handelt sich um Zellen, die Bethe (1896) bei Astacus entdeckt und als subepidermal gelegene multipolare Nervenzellen beschrieben hat. Dagegen hat Holmgren (1896) auf Grund seiner Untersuchungen bei Palaemon ähnliche Elemente als mesenchymatische Zellen aufgefaßt und die nervöse Natur der Betheschen Zellen in Zweifel gezogen. Mittlerweile haben Nusbaum und Schreiber (1897) die Anwesenheit eines Zusammenhanges zwischen dem subepithelial gelegenen, aus multipolaren Zellen bestehenden Geflechte und den Nervenfasern konstatiert und die Bethesche Auffassung aufrecht erhalten. Schreiber (1898) hat nochmals die Golgifärbungen angestellt und ist zu denselben Resultaten gekommen. Indessen ist Holmgren (1898) bei seiner Meinung geblieben, indem er Nusbaum und Schreiber eine neue Entdeckung von mit den Betheschen nicht identischen Zellen zuschreibt, letztere dagegen nach seiner früheren Auffassung für Bindegewebselemente hält. Doch ist Bethe (1903) damit nicht einverstanden.

Es findet sich im Aufsatze Nusbaums und Schreibers eine Bemerkung, daß diese Nervennetze überall „an der ganzen Peripherie des Leibes“ auch „unter dem Epithel aller Teile der Kiemen und teilweise auch unter dem Epithel des langgestreckten Enddarmes“ zu finden sind (Biol. Centralbl. 1897, p. 629).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß es sich hier um die von mir mit dem indifferenten Namen „sternförmige Zellen“ belegten Elemente handelt, was aber deren Funktion anbetrifft, so kann ich mit den erwähnten Autoren nicht ohne weiteres einverstanden sein. NUSBAUM selbst hat später (1899) die BETHEschen Zellen als mesenchymatische Elemente aufgefaßt.

Die nervöse Natur der sternförmigen Zellen im Darmkanal schien mir auf den ersten Blick sehr zweifelhaft zu sein, weil ich nie feststellen konnte, daß die sich miteinander verflechtenden Fortsätze mit den Muskeln oder Nerven in Verbindung stehen. Am ehesten wäre die Annahme möglich, daß die bipolaren Ganglienzellen mit einem Fortsatz in diese Netze übergehen (Taf. 31, Fig. 8 und 9), jedoch an besser gelungenen Präparaten ist das Vorbeiziehen der Ganglienzellfortsätze neben den sternförmigen Zellen deutlich zu sehen. Weiter habe ich diese fraglichen Zellen nur bei Astacus gefunden, nie aber bei Palinurus, wo sonst das Nervensystem des Darmes nur geringe Unterschiede zeigt. Diese Betrachtungen führen zu dem Schluß, daß aller Wahrscheinlichkeit nach den sternförmigen Zellen die nervöse Natur abgesprochen werden kann.

Kurz zusammengefaßt haben die histologischen Untersuchungen über die Darminnervation der dekapoden Krebse folgendes ergeben.

1) Der vom letzten Abdominalganglion kommende Nervus intestinalis posterior, der zur Innervation des End- und Mitteldarmes (vielleicht auch anderer Organe, Leber, Geschlechtsorgane) dient, bildet in der Darmwand einen oberflächlich gelegenen, aus dickeren miteinander anastomisierenden Nervenfaserbündeln bestehenden Grundplexus, von dem Nerven zu der Ring- und Längsmuskulatur abgehen, wo sie sich in einem Endplexus ausbreiten. Der Endplexus in der Längsmuskulatur ist in jedem Längswulste (die in der Zahl von 6 [Astacus] und 12 [Palinurus] vorkommen), von dem des benachbarten isoliert.

2) In der ganzen Ausdehnung des End- und Mitteldarmes befinden sich bipolare (selten tripolare) Ganglienzellen, deren kürzere Fortsätze zum Lumen des Darmes ziehen und sich zwischen die Epithelzellen einschieben, die längeren dagegen die Richtung zur Außenwand des Darmes einschlagen, sich zu Bündeln vereinigen und ein Geflecht bilden, das mit dem Grundplexus des Nervus

intest. post. in Kommunikation steht. Wahrscheinlich ziehen die Fasern beiderlei Herkunft (vom letzten Abdominalganglion und von den Ganglienzellen der Darmwand) auch gemeinsam zu den Muskeln hin.

3) Die ähnlich wie die Nervenelemente sich mit Methylenbau färbenden sternförmigen Gebilde sind als Bindegewebszellen zu deuten.

Bei den Isopoden (Oniscus, Porcellio, Armadillidium) ist ein Anastomisieren von feineren Verzweigungen zweier Darmnerven beobachtet worden. Das Vorkommen der Ganglienzellen konnte wegen der sich bildenden Artefakten nicht einwandsfrei festgestellt werden.

Um in die Leistungen des eben geschilderten Nervensystems einen Einblick zu gewinnen, habe ich einige Versuche angestellt über

3. Die Peristaltik im Krebsdarme.

Ueber die Bewegungen des Darmes von Palinurus und Maja liegen einige Experimente von Botazzi (1902) vor. Er zieht jedoch aus seinen Beobachtungen Schlüsse, ohne auf die anatomischen Verhältnisse Rücksicht zu nehmen, indem er erstens im Enddarm selbst zwei „physiologisch“ (?) unterscheidbare Abschnitte: den „eigentlichen Mitteldarm“ und „Enddarm“ oder „Rectum“ annimmt (der wirkliche Mitteldarm wird „pylorischer Abschnitt“ genannt), und zweitens die Schwäche der peristaltischen Bewegungen im „Mitteldarm“ neben der Annahme der myogenen Natur dieser Bewegungen durch Mangel an Muskelelementen erklären will, was direkt den Tatsachen widerspricht.

Die Einwirkung des Nervus intestinalis posterior auf die Darmperistaltik konnte ich in einigen Fällen mittels Induktionsstromreizungen bestätigen, wenn auch dieses Experiment bei Astacus wegen technischer Schwierigkeiten manchmal unsicher oder negativ ausfällt. Maßgebend für diesen Punkt sind die Beobachtungen Botazzis:

„Wenn man bei der Maja einen elektrischen Reiz ausübt auf den sogenannten abdominalen Nervenstrang, welcher vom hinteren Rand des G. thoracicum abzweigt, so erregt man lebhafte Bewegungen des Intestinums und der Afteröffnung; und beim Palinurus beobachtet man solche Bewegungen infolge der Reizung eines kleinen Nervs, der sich vom G. caudale s. VI abdominale zum Enddarme begibt, wo er sich verästelt, indem er gegen die vorderen Abschnitte vorrückt“ (Zeitschr. f. Biol., Bd. XLIII, p. 363).

Um die Bewegungen des isolierten Darmes zu studieren,

wandte ich die von Magnus gebrauchte Methode der Untersuchung am überlebenden Gewebe in Ringerscher Lösung an.

Die Krebsdärme wurden sorgfältig herauspräpariert, vom Kaumagen abgetrennt; um die Afteröffnung nicht zu verletzen, wurde ein kleines Stück der Schwanzflosse in dieser Gegend gelassen, dabei aber wurde jede Verbindung mit der Bauchganglienkette ausgeschlossen.

Nach kurzer Zeit treten in den in die Ringersche Lösung [1]) gebrachten Därmen Kontraktionen auf, die mit einer gewissen Rhythmizität den ganzen Darm in der Flüssigkeit hin und her verschieben. In der Regel bewegten sich die mit Nahrung erfüllten Därme energischer und länger, als die leeren. Manchmal (allerdings selten) blieben sie vollständig bewegungslos; letzteres Verhalten, da die Sterblichkeit der Krebse in den Fischhandlungen, woher ich das Material bezogen habe, ziemlich groß war, meine ich auf pathologische Veränderungen in den Darmgeweben zurückführen zu dürfen.

Die Bewegungen konnten noch nach 36-stündigem Verbleiben in der Ringerschen Lösung konstatiert werden, ohne daß ich nach Magnus' Verfahren durch die Lösung den Sauerstoff hindurchperlen ließ.

Zum Studium der Natur dieser Bewegungen mußte der Darm an beiden Enden festgehalten oder aus der Flüssigkeit herausgenommen und auf einen Objektträger gebracht werden.

Der erste Versuch, den ich angestellt habe, hatte die Frage zu beantworten bezweckt, ob sich der Darm nur als Ganzes zu bewegen vermag, oder ob auch Stücke davon diese Fähigkeit besitzen. Die Resultate sind positiv für die zweite Annahme ausgefallen: die abgeschnittenen Darmstücke von verschiedener Länge (manchmal kaum ½ cm lang) nehmen nach kurzer Zeit ihre rhythmischen Bewegungen wieder auf, die, wenn sie auch nicht so lange Zeit dauern wie bei intaktem Darme, immerhin stundenlang sich fortsetzen können. Nur bei ganz kleinen, etwa 1—2 mm langen Stückchen konnte keine Bewegung wahrgenommen werden.

Auf Grund dieser Versuche meine ich annehmen zu dürfen, daß die Bewegungen in jedem Punkte des Darmes ausgelöst werden können. Die direkte Beobachtung des in-

---

1) Ich habe die starke Form dieser Lösung (mit 0,95 Proz. NaCl) gebraucht.

takten, mäßig gefüllten Darmes zeigt, daß diese Bewegungen, die durch Kontraktion augenscheinlich nur der Längsmuskulatur hervorgerufen werden, aus schwachen, sich kopfwärts fortpflanzenden Wellen bestehen, die an verschiedenen Orten ihren Ausgangspunkt haben. An Lebhaftigkeit der Bewegung überwiegt das hintere Ende des Darmes [1]). Zu den schwächeren Wellen kommt von Zeit zu Zeit in rhythmischen Abständen (ungefähr jede 10 Sek.) eine kräftigere, vom hinteren Ende ausgehende, nach vorn verlaufende Welle, die ebenfalls nur die Längsmuskulatur zu beanspruchen scheint.

Dieses eigentümliche Phänomen der Antiperistaltik, das im Gegensatz zu den Vorstellungen über die Darmperistaltik, die auf exakten Beobachtungen an manchen durchsichtigen Wirbellosen und an Säugetieren (z. B. das Studium der Darmbewegungen mittels Röntgenstrahlen nach Fütterung mit Bismutum subnitricum) basieren, steht, hat mir den Anlaß gegeben, zu prüfen, ob auch andere Besonderheiten in den Darmbewegungen bei den Krebsen im Vergleich mit den Säugetieren obwalten.

Lokale Reflexe. In Uebereinstimmung mit Bayliss und Starling konnte Magnus am überlebenden Katzendarme demonstrieren, daß „überhaupt jeder lokale Reflex eine bestimmte und zweckmäßige Wirkung hervorruft, nämlich Kontraktion oberhalb und Hemmung unterhalb, und daß dieser durch das Nervensystem der Darmwand vermittelte doppelte Reflex die Grundlage abgibt für die normale Darmperistaltik, durch welche der Darminhalt vom Magen bis zum Coecum hinabbefördert wird . . .“ Es „kann durch Beobachtung mit bloßem Auge festgestellt werden, daß manchmal auf Kneifen mit der Pinzette auf der einen Seite eine kräftige ringförmige Kontraktion, auf der anderen Erschlaffung eintritt (Pflügers Arch., Bd. CII, p. 132).

Nichts Derartiges kommt beim Krebsdarm vor. Ein Kneifen mit der Pinzette ruft außer der lokalen Kontraktion eine verstärkte Peristaltik oberhalb und unterhalb des Angriffspunktes hervor. Das gleiche läßt sich mit den Induktionsströmen erzielen: auf elektrischen Reiz treten eine sehr starke lokale Kontraktion der Muskulatur (hauptsächlich der Ringfasern) und Bewegungen des Darmes ebenfalls zu beiden Seiten des Angriffspunktes ein, seltener

---

1) Es ist auch der Grund gewesen, warum Botazzi die rhythmischen Bewegungen nur in diesem Abschnitt des Darmes beobachten konnte.

lassen sich (bei konstantem Reiz) lange, rhythmische, kopfwärts verlaufende Wellen beobachten, deren Ausgangspunkt leider nicht genau festgestellt werden konnte. Gelegentlich ist eine von der Reizstelle kaudalwärts absteigende schwache Welle zu sehen; es ist aber schwer zu bestimmen, welche Art der Muskulatur dabei beteiligt wird, da durch die lokalen Kontraktionen die Wellenbewegung verdeckt bleibt. (Es muß bemerkt werden, daß es oft nicht gelingt, die gleichen Effekte zu bekommen.) Es macht oft den Eindruck, daß im Falle, wenn im ungereizten Darme an irgendwelcher Stelle besonders deutlich die Kontraktionen auftreten, bei der Reizung mit den schwachen Strömen dieselben verstärkt werden, gleichviel ob man die Elektroden in einer gewissen Entfernung oberhalb oder unterhalb von diesen Stellen ansetzt.

Eine Hemmung auf einen lokalen Reiz hat sich in keinem Falle dokumentiert.

Ich habe einige Zeit erwogen, ob der Enddarm der Krebse mutatis mutandis nicht dem Colon der Säugetiere zu analogisieren sei, bei dem in der Regel eine Antiperistaltik mit einer Peristaltik alterniert. Einiges sprach dafür: im vordersten Teile des Darmes habe ich in einem Falle die Verschiebung der in diesem Abschnitte oft fast flüssiger Nahrung nach vorn beobachtet; ich meinte, daß nachher die Antiperistaltik ganz wie im Colon einer Peristaltik Platz machen würde, und daß ich nur zufälligerweise immer die erste gesehen habe. Zu meinem großen Erstaunen aber habe ich bemerkt, daß bei den rhythmischen jede 10 Sek. von Anus bis zum Mitteldarm in der Längsmuskulatur verlaufenden antiperistaltischen Wellen eine Kotsäule von festerer Konsistenz zum After hin verschoben wurde und sogar in 13 Minuten eine Strecke von ungefähr $1^1/_2$ cm zurücklegte. Es ist also klar, daß dieser paradoxale Effekt der Antiperistaltik im Mechanismus der Bewegung selbst zu suchen ist.

Wesentlich gefördert hat mich bei meinen Untersuchungen die Biedermannsche Darstellung der Peristaltik in einer Schneckensohle. Es ist mir aufgefallen, daß eine Schnecke durch die an ihrer Sohle vom hinteren Ende nach vorn verlaufenden Wellen vorwärts bewegt wird. Die Art und Weise, in welcher dies geschieht, hat Biedermann in folgender Beschreibung, die ich in extenso anführe, veranschaulicht.

„Denken wir uns eine Längslinie der Sohle *(ax)* in gleiche Abschnitte geteilt, und nehmen wir der Einfachheit wegen an, es pflanze sich ein einziger Wellenzug in der Richtung von *a* nach *x*

fort, so wird, da die ganze Sohlenfläche infolge ihrer Klebrigkeit der Unterlage fest anhaftet, bei Kontraktion der hintersten Strecke $(a\,b)$ zunächst der Punkt a an b herangezogen (bis α) und durch die dabei gleichzeitig entstehende Verdickung stärker gegen die



Unterlage angepreßt. Tritt dann Erschlaffung ein, während die Kontraktion auf bc übergreift, so rückt ebenso der Punkt b an c heran (bis β), und es wird dadurch das unterdessen erschlaffte Stück (ab) wieder auf seine frühere Länge $(\alpha\beta)$ ausgedehnt und befindet sich daher als Ganzes um die Länge der Verkürzung einer solchen Teilstrecke in der Richtung nach x hin verschoben. So schreitet der Vorgang wellenartig von Querschnitt zu Querschnitt fort und führt, unterstützt von den namentlich vorn am Kopfende in Wirksamkeit tretenden Quer- und Längsmuskeln der Hauptmasse des Fußes, zur Vorwärtsbewegung des ganzen Tieres (Pflügers Arch., Bd. CVII, p. 17).

Denken wir uns jetzt, daß die Schnecke am Rücken festgehalten wird, die Unterlage dagegen leicht verschiebbar ist, so wird die letztere bei fortdauerndem Wellenspiel in der Schneckensohle allmählich nach hinten befördert. Es wird also derselbe Effekt der Wellenbewegung wie in einem Krebsdarm erreicht, wo bei den nach *vorn* verlaufenden Wellen der Inhalt nach *hinten* getrieben wird. Um allen Argumenten, die gegen diesen Vergleich sich wenden könnten, die Spitze abzubrechen, habe ich folgende Versuche angestellt.

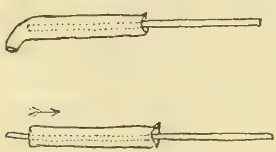


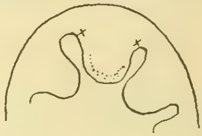
Fig. 5.

In ein Stück des Krebsdarmes ist ein dünnes Holzstäbchen möglichst vorsichtig eingesteckt worden, indem ein kleines, 1 mm langes Stückchen vom hinteren Ende hängen blieb (Textfig. 5). (Dazu wurde die hintere Hälfte des Enddarmes, etwa $^1/_2$ cm vom After abgeschnitten, genommen.) Nach kurzer Zeit sah man das freihängende Stück sich auf das Holzstäbchen heraufziehen und sich langsam nach vorn bewegen, so daß nach einiger Zeit ein kurzes Stück des Holzstäbchens entblößt wurde. *Der Darm wandert also langsam nach vorn.* Allerdings kann das verletzte vordere Ende nicht vorwärts gleiten und man könnte den Einwand machen, daß es sich bloß um ein Zusammenziehen des Darmes handle. Ich habe also das Holzstäbchen mit dem Darme etwa in der Mitte mit einer Schere durchschnitten, so daß das Darmstückchen sich in Stellung wie auf nebenstehender Textfig. 6 auf dem Holzstäbchen vorfand. Dieses Darmstück (kaum 1 cm

lang) wanderte allmählich nach vorn und hatte nach einer Stunde vollständig das Holzstäbchen verlassen. Ein Auspressen des letzteren durch die Ringmuskulatur ist unmöglich anzunehmen, da der Vorderrand des Darmstückes nach der Operation in etwas erweitertem Zustande geblieben ist (s. Fig.) und die Wellenbewegung im hinteren Ende deutlich wurde.



Textfig. 6.



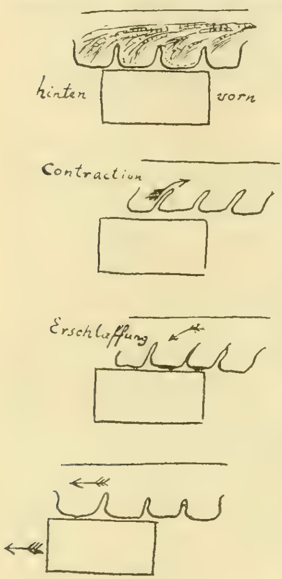
Textfig. 7.

Damit meine ich jeden Einwurf gegen die Analogiesierung der Leistungen der Antiperistaltik in einer Schneckensohle und im Darme der Krebse beseitigt zu haben.

Um das Gesagte verständlicher zu machen, muß ich an die Muskelanordnung im Enddarme erinnern. Es wurde bemerkt, daß, wie Fig. 2 (Taf. 30) zeigt, die in der Richtung nach vorn sich verästelnden Bündel immer eine oberflächlichere und mehr seitliche Lage behalten. Ihre Insertionspunkte kommen demnach in die mit x in der Textfig. 7 bezeichneten Punkte zu liegen, indem die nach hinten ziehenden Muskelfasern zwischen den Epithelzellen der Längswülste selbst inserieren. Man muß noch beachten, daß es, wie die Fig. 1 (Taf. 30) zeigt, auch quere Falten in den Längswülsten gibt. Von den beiden Insertionen einer Muskelfaser ist die vordere als punctum fixum zu betrachten, gegen welches die hinteren Insertionsenden der Muskelfaser sich bewegen können. Als Resultat der Kontraktion einer Muskelfaser ist demnach die Verschiebung der Querfalte nach vorn und nach oben anzunehmen. Nichts ist leichter, als sich von der Richtigkeit des Gesagten mit Hilfe des Mikroskopes zu überzeugen. Man bemerkt gleich, wie die Querfalten eine nach der anderen, manchmal mehrere, manchmal nur einige, nach vorn gezogen werden; unter dem Mikroskop sieht man auch, daß die schwächeren peristaltischen Wellen *nicht alle Längsfalten gleichzeitig durchlaufen, sondern daß die Bewegungen eines jeden Längswulstes von denen des benachbarten unabhängig sind*; nur bei den stärkeren Wellen (aber nicht immer) konnte ein Zusammenwirken der ganzen Längsmuskulatur konstatiert werden. Wie bei den geschilderten Darmbewegungen die Beförderung des Inhaltes vor sich geht, soll die nebenstehende Textfig. 8 deutlich machen.

Die Querfalten der Darmwand werden durch den Zug der Muskeln nach vorn verlagert, indem sie sich gleichzeitig leicht vom Kotballen abheben, um das Gleiten nach vorn möglich zu machen. Nach der Erschlaffung der Muskeln werden die Quer-

falten wieder nach hinten geschoben, da sie aber jetzt dem Kotballen anliegen, so wird er mit ihnen nach hinten befördert. Welche Kraft die letztere Arbeit auszuführen vermag, läßt sich durch unmittelbare Beobachtung nicht entscheiden. BIEDERMANN hat gezeigt, daß das Vorwärtskriechen der Schnecke durch „eine Kraft, durch welche die Muskeln am Vorderende der Sohle nach jedesmaliger Kontraktion wieder passiv gedehnt und nach vorn in der Richtung des Kriechens verlängert werden", ermöglicht wird. Dies geschieht bei der Schwellung des Fußes „durch einen der Aufrichtung und Steifung erektiler Organe vergleichbaren Vorgang". In unserem Falle findet etwas ähnliches nicht statt. Man muß eher an die elastischen Elemente der Darmwand (z. B. Cuticula) denken, die nach der Kontraktion der Längsmuskulatur und dem Vorwärtsgleiten der Querfalten die letzteren wieder in ihre ursprüngliche Lage mit einer gewissen Kraft zu bringen streben. Ein Teil der Arbeit kommt vielleicht der Ringmuskulatur zu.



Textfig. 8.

Lassen wir nochmals BIEDERMANN sprechen (l. c. p. 25):

„Neben dieser passiven Streckung kommt vielfach auch noch eine aktive, durch rechtläufige peristaltische Kontraktionen von Quermuskeln bewirkte Verlängerung des Fußes vor, welche erst einsetzt, wenn dieser das Maximum seiner passiven Streckung erreicht hat und dann unter bedeutender Verschmälerung der betreffenden Sohlenpartie der Lokomotion unmittelbar dient. Unter allen Umständen bleiben aber die bei unseren Landschnecken rückläufig-peristaltischen Kontraktionswellen der Längsmuskeln der Sohle die Hauptursache der gleitenden Bewegung."

Das letztere kann für viele Fälle auch bei dem Krebsdarm angenommen werden. Ich konnte sogar unter dem Mikroskop bei ziemlich rascher Beförderung des Darminhaltes nichts von der Ringmuskelkontraktion wahrnehmen. Manchmal schien sie vorzukommen, aber schwach und undeutlich. Man könnte zu der Vermutung kommen, daß die ganze Wirkung der Ringmuskulatur auf einer konstanten tonischen Kontraktion beruhe. Wenn aber schon vom

theoretischen Standpunkte sich gegen diese Annahme gewisse Bedenken erheben, so wird sie wenigstens in ihrer Einseitigkeit der Deutung der Ringmuskulaturfunktion durch folgende Beobachtung unzulässig gemacht. In 2 Fällen konnte ich nämlich eine rhythmische Kontraktion der Ringmuskelfasern konstatieren, die mit einer großen Energie einen dicken Kotballen analwärts zu treiben versuchten. Von der Kontraktion der Längsmuskeln ließ sich keine Spur wahrnehmen, was ich dadurch erklären will, daß die Darmwand derartig gedehnt war, daß ein Vorwärtsgleiten der Darmfalten unmöglich gemacht wurde.

Ob bei den normalen Darmbewegungen solche rechtläufige peristaltische Wellen vorkommen, konnte ich mich nicht genügend überzeugen. Es ist möglich, daß sie bei der Beobachtung ohne die nötigen Instrumente vermißt werden konnten[1]), immerhin spricht schon die Tatsache, daß die Längsmuskulatur viel stärker ist, dafür, daß ihr der größte Teil der Arbeit anheimfällt.

Die Ergebnisse der Versuche können folgendermaßen zusammengefaßt werden. Der Inhalt des Enddarmes wird durch die kopfwärts verlaufenden mehr oder wenig rhythmisch entstehenden Kontraktionswellen in der Längsmuskulatur nach hinten befördert. Die verschieden starken und langen Wellen können in jedem Punkte des Darmes ihren Ausgangspunkt haben und sich innerhalb nur eines Längswulstes fortpflanzen.

Die stärksten, durch den ganzen Enddarm verlaufenden Wellen werden im hinteren Ende des Darmes ausgelöst. Im dem Falle wo die Darmwand durch einen dicken Kotballen stark gedehnt wird, treten energische rhythmische Kontraktionen der Ringmuskulatur auf, die den Darminhalt analwärts treiben.

Meine Versuche haben keinen Anspruch darauf, von der Physiologie der Peristaltik im Krebsdarm ein vollständiges Bild zu geben. Ich habe sie angestellt, um auf die Funktion des obengeschilderten Nervensystems ein gewisses Licht zu werfen. Aus den allgemeinen Schlüssen, die weiter unten folgen, ist zu ersehen, daß das nur zum Teil gelungen ist.

Aus obiger Darstellung ist leicht zu ersehen, mit welchem Recht Biedermann auf das Studium gewisser wirbelloser Tiere hinweist (und selbst ein treffliches Beispiel gibt), das das Eindringen

---

1) Uebrigens kann man nicht sicher sein, ob das Verhalten des herauspräparierten Darmes vollkommen mit dem des normalen identisch sei.

in den Mechanismus der Darmperistaltik ermöglicht. Die Bewegungen der Schneckensohle und des Krebsdarmes zeigen noch andere analoge Erscheinungen, z. B. „jedes Stückchen (der zerschnittenen Schneckensohle) pulsierte wie ein Herz“ ... „es kann anscheinend jede beliebige Stelle (Querlinie) der Sohlenfläche den Ausgangspunkt peristaltischer Wellen bilden“ (Pflügers Arch., Bd. CXI, p. 260). Die Analogie ist selbstverständlich nicht vollkommen, da der Effekt der Darmbewegungen nicht gleichwertig bleiben darf: er muß von der Masse, Beschaffenheit und Disposition des Inhaltes abhängig sein — die Wellen entstehen unregelmäßig an beliebigen Stellen. In dieser Hinsicht muß in der Bewegung der Schneckensohle eine viel größere Regelmäßigkeit herrschen, die auch in der Tat vorkommt. „Es macht den Eindruck, daß im Vergleich zu den nur gelegentlich auftretenden periodischen Bewegungen anderer Teile der Körperoberfläche die Peristaltik der Mittelsohle eine gewissermaßen fixierte, in ihrem ganzen Ablaufe nur wenig veränderliche physiologische Erscheinung darstellt . . .“ (l. c. p. 265). Auf diesem Klavier, wie sich v. Uexküll ausdrückt, wird nur eine einzige Melodie gespielt, und wenn ich diesen Vergleich neben der Schneckensohleperistaltik auch auf die des Krebsdarmes erweitern darf, so wird im ersten Falle dieselbe Melodie immer gleich, im zweiten bald mit einem Finger, bald mit Akkorden gespielt.

Allgemeine Schlüsse und Ueberblick der Resultate.

1. Sind die peristaltischen Bewegungen myogener oder neurogener Natur?

In der oben erwähnten Abhandlung kommt Botazzi zu dem Schluß, daß die von ihm beobachteten Bewegungen im Enddarme von Maja und Palinurus „höchst wahrscheinlich myogener Natur sind“.

Ohne Bedenken ist diese Auffassung nicht.

Das erste erhebt sich, wenn man sich die Frage vorlegt, wozu wäre eine solche Fülle von verschiedenen Nervenelementen nötig, wenn sie bei der Entstehung und Leitung der Bewegung nichts zu tun hätten.

Das zweite betrifft die Theorie „des myogenen Ursprungs der Bewegungen“ selbst.

Diese Theorie hat von vielen Seiten eine strenge Kritik erfahren, so daß fast in allen Fällen, wo sie seit ENGELMANN zur Deutung der „unwillkürlichen“ Bewegungen herangezogen wurde, sie allmählich vor einer anderen Theorie, die in den nervösen Elementen reizauslösende und -leitende Faktoren erblickt, zurücktreten mußte.

Die schwerwiegenden Argumente, die v. UEXKÜLL, BETHE, MAGNUS, BIEDERMANN u. a. gegen die „myogene“ Theorie angeführt haben, brauche ich nicht zu wiederholen. BIEDERMANN formuliert sein Urteil folgendermaßen: „Man darf . . . schon heute mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten . . ., daß automatisch-rhythmische Bewegungen (speziell Peristaltik) sonst in der Regel unter der Herrschaft nervöser Elemente, sei es eines Zentralorganes im engeren Sinne des Wortes, sei es peripherer Nervenzentren, stehen (ibid. Bd. CXI, p. 254).

Es gibt verschiedene Beweise, die von allgemeiner Gültigkeit dieser Theorie sprechen, so daß ich meine, nicht fehlzugehen, wenn ich die Darmperistaltik der Krebse, vom Standpunkte dieser Theorie ausgehend, erklären will.

Die erste Frage, die wir uns vorlegen müssen, ist die, wo befindet sich das nervöse Zentrum oder die Zentren, welche die Peristaltik beherrschen.

Aus dem oben angeführten Zitate erfahren wir, daß es Fälle gibt, wo die Peristaltik unter der Herrschaft des Zentralnervensystems stehen kann. Als Beispiel soll der Hautmuskelschlauch der Würmer dienen (ibid. p. 255): „Hier, wo Bau und motorische Funktion dem Darme so ganz entsprechen, kann zurzeit nicht der geringste Zweifel bestehen, daß die peristaltischen Bewegungen der beiden Muskelschichten ausschließlich von der zentralen Ganglienkette des Bauchmarkes vermittelt werden . . . . Hier handelt es sich aber freilich um eine ‚zentrale‘ Peristaltik“, die sofort sistiert, wenn die Verbindungen mit dem Zentralnervensystem aufgehoben werden.

Daß es sich in keinem Falle um ähnliche Verhältnisse bei unserem Objekt handelt, geht schon aus der einzigen Tatsache hervor, daß ein herauspräparierter Darm die Bewegungen fortsetzt und seine Funktion auszuführen vermag.

Wir müssen uns also nach den Einrichtungen umsehen, die in der Darmwand selbst vorhanden sein sollen und den Bewegungen Impulse geben — nach unserer Voraussetzung der Gültigkeit der

„neurogenen“ Theorie für die Peristaltik sollen es nervöse Apparate sein. Solche nervöse Apparate, denen vermutlich die Selbständigkeit der Bewegungen zuzuschreiben ist, sind in allen Fällen gefunden worden, wo die entsprechenden Organe eingehender histologischer Untersuchung unterzogen wurden.

Freilich ist in manchen Fällen ihre Bedeutung nicht von physiologischer Seite geprüft worden, die dem histologischen Befunde eine Erklärung geben konnte (z. B. des Nervennetzes im Darmkanal von Helix aspersa [Alb. Grieb, Memorie della Soc. Ital. delle Sc., T. VI, No. 9, Napoli 1887], des Nervennetzes im Darmkanal von Pontobdella [Apáthy]); andererseits aber ist sie nach Möglichkeit erforscht worden (Seeigelarbeit v. Uexküll, Schneckensohleperistaltik Biedermann, Versuche von Magnus etc.).

Welcher Art nervöse Apparate sind — ihren Leistungen entsprechend — im Darme der Krebse zu erwarten?

Die Bewegungsfähigkeit der einzelnen kleinen Stücke zwingt zur Annahme, daß die reizauslösenden Zentren in der ganzen Länge des Darmes vorkommen müssen.

Der zweite Anhaltspunkt, der eine relative Einfachheit des ganzen Systems postuliert, wird aus dem Vergleiche mit der Darmperistaltik der Säugetiere gewonnen.

So haben die nervösen Zentren im Darme der Säugetiere verschiedene Aufgaben, wie z. B. 1) Auslösung von zweierlei Bewegungen (Pendelgewegungen und normale Peristaltik), 2) komplizierte Regulation der normalen Peristaltik (Kontraktion oberhalb, Hemmung unterhalb); 3) Regulation der Peristaltik und Antiperistaltik, die unter gewissen Bedingungen vorkommen kann.

Im Vergleiche mit diesen komplizierten Leistungen haben die nervösen Zentren im Krebsdarme eine viel einfachere Aufgabe und es läßt sich wohl denken, daß sie demgemäß viel primitiverer Natur sind.

Als das einfachste Nervensystem, das gleichzeitig das phylogenetisch älteste sein muß, ist das diffuse Nervennetz in der Form, wie es bei gewissen Cölenteraten vorkommt, anzusehen. Die Erregung wird von der Reizstelle nach allen Seiten hin mit starker Dekreszenz fortgeleitet. Als erste Komplikation in solchem Netze tritt die Ausbildung längerer Bahnen, wie sie histologisch im Darme der Pontobdella von Apáthy nachgewiesen wurden, auf. In dem bekannten Bilde sind Fibrillen dargestellt, die durch Ganglienzellen hindurchziehen, ohne sich an der Bildung des Fibrillengitters zu beteiligen. Die physiologische Bedeutung solcher „Bahnen“ ist klar: Die Erregung wird nicht mehr diffus sich ausbreiten, sondern es wird auf einen Reiz außer an der nächsten Stelle,

auch an entfernten, vielleicht schon in einer bestimmten Richtung eine gleich starke Antwort gegeben. Es ist leicht verständlich, daß sogar für die einfachsten Darmbewegungen eine diffuse Ausbreitung der Erregung vollständig unzweckmäßig wäre und daß die Vervollkommnung des nervösen Netzes im Dienste der peristaltischen Darmbewegungen in der Ausbildung der längeren Bahnen, die eine bestimmte Richtung besitzen, mit gleichzeitigem Zurücktreten der die diffusen Erregungen vermittelnden kurzen Verbindungen Hand in Hand gehen muß. Wir können weiter theoretisieren und behaupten, daß vielleicht die herausgebildeten Bahnen verschieden lang sein können und dementsprechend, mit gleichzeitiger sukzessiver Isolierung der Ganglienzellen, eine kompliziertere Funktion durch ein einfaches System ausgeführt werden kann.

Ich habe mich genötigt gesehen, diese Betrachtungen, die kaum gezwungen erscheinen und zum wenigsten eine theoretische Wahrscheinlichkeit besitzen, vorauszuschicken, weil man gegen den Schluß, den ich aus dem physiologischen und histologischen Befunden ziehen will, einige Bedenken erheben kann, ich will nämlich in den oben beschriebenen bipolaren Ganglienzellen den Sitz der Bewegungsimpulse, die bei Krebsdarm die Peristaltik in Gang setzen, suchen.

Ich muß gestehen, daß in der obigen Auffassung auch der Gedanke eine Rolle spielte, daß nach allen theoretischen Erwägungen autonome nervöse Einrichtungen im Krebsdarme existieren müssen, und da es mir kaum möglich schien, daß irgendwelche andere Nervenelemente auf so vielen Präparaten sich der Beobachtung entziehen würden, so blieb mir keine andere als die obige Annahme übrig. Um mich jedoch nicht durch die Theorie verführen zu lassen, habe ich die größte Aufmerksamkeit den fraglichen und zweifelhaften Punkten geschenkt.

Dem Einwande, daß diese bipolaren Nervenzellen einfache rezeptorische Elemente darstellen, die erst im Bauchmark in die effektorischen den Reiz übertragen — wird entgegengesetzt, daß die Sinneszellfortsätze auf dem kürzesten Wege zum Zentralorgan ziehen würden, ohne ein so kompliziertes Geflecht (s. Fig. 15, Taf. 33) zu bilden; auch das Heraustreten der sensiblen Fasern aus den größeren Stämmchen wäre unzweckmäßig, und die Ursache, warum einige Fasern nach vorn, also in einer direkt dem Zentralorgan (das im letzten Abdominalganglion zu erblicken wäre) entgegengesetzten Richtung den Weg einschlagen, müßte vollständig

unerklärbar bleiben; auch ist es wenig wahrscheinlich, daß ein herauspräparierter Darm so komplizierte Leistungen ausführen könne, trotzdem der Weg von den sensiblen Elementen (deren Zahl auf ihre große Bedeutung hinweist) zu den Effektoren unterbrochen wurde.

Nach den Daten der Wirbeltierphysiologie hat man sich gewöhnt, zum Zustandekommen eines Reflexes zwei Elemente als notwendig anzunehmen: 1) eine rezeptorische (Sinnes-)Zelle, 2) eine motorische Ganglienzelle. Die Tatsachen aus der Histologie der niederen Tiere belehren uns, daß, wo ein einziges Netz das ganze Nervensystem ausmacht, der Unterschied zwischen den rezeptorischen und motorischen Zellen fortfallen, und der ganze Vorgang in einer einzigen Zelle sich abspielen muß. Es ist nach BETHE (1898) im perinukleären Fibrillengitter der Ort, wo der Reflexbogen zustande kommt, zu erblicken. Es steht nichts im Wege, anzunehmen, daß bei der fortgehenden Individualisierung der Zellen aus dem Verbande mit den anderen, diese Fähigkeit ihnen beibehalten bleibe und daß also in unserem Falle der eine (und zwar vom Lumen des Darmes ziehende) Fortsatz rezeptorischer, der andere effektorischer Natur sei.

Wie die effektorischen Fasern verteilt werden, darüber gibt die histologische Beobachtung keine genauen Aufschlüsse; wir wissen nur, daß die Hauptmasse der Zellfortsätze in dem gemeinsamen Geflecht nach hinten zieht, sich mit den Aesten des Nervus intestinalis posterior verflechtet, um wahrscheinlich mit diesen zu den Muskeln zu ziehen.

Der Reiz wird also den Muskeln immer in einer gewissen Entfernung hinter der Reizstelle zugeleitet. Damit meine ich auch zu erklären, daß die Darmstücke unter einer gewissen Größe sich nicht mehr bewegen konnten.

Die Annahme der Anwesenheit von längeren und kürzeren Bahnen im Geflechte der Ganglienzellfortsätze ist unsicher, jedoch sowohl vom anatomischen wie vom physiologischen Standpunkte nicht ausgeschlossen.

Die Entstehung der starken, vom hinteren Ende des Darmes ausgehenden Wellen dadurch erklären zu wollen, daß ein Teil der Zellfortsätze aus dem ganzen Darme dorthin die Reize zuleitet, scheint mir überflüssig zu sein. Die Stärke der Bewegungen im „Rectum“ kann folgendermaßen erklärt werden:

1) Alle Fortsätze der in diesem Abschnitte vorhandenen Ganglienzellen (die hier zum mindesten ebenso zahlreich als in anderen Teilen sind) müssen, da sie nicht nach hinten gehen können, in demselben ihren Angriffspunkt in der Muskulatur haben und, wenn sich zu ihnen noch von vorn ziehende Fasern, wenn auch nicht aus der ganzen Länge des Darmes, sondern von der nächstliegenden Gegend zugesellen, so sind hier die Erregungsimpulse wesentlich stärker als im übrigen Darme.

2) Die Nahrung wird auf ihrem Wege zum After allmählich zu Ballen zusammengepreßt, so daß im Endabschnitte des Darmes eine Kotsäule von festerer Konsistenz entsteht, die selbstverständlich einen viel stärkeren und gleichmäßigeren Reiz gleichzeitig auf viele rezeptorische Fortsätze der Zellen ausübt. Damit ist neben der Intensität der Erregungsimpulse, die zur Entstehung der rhythmischen, starken, sich weit in der Längsmuskulatur fortpflanzenden Wellen Anlaß geben, auch diese Tatsache zu erklären, daß die Kontraktionen der Muskelbündel in verschiedenen Längsfalten mehr koordiniert auftreten als bei den kurzen und schwachen Wellen, die gewöhnlich nur einen Längswulst in Bewegung bringen. Letzteres Phänomen, das leicht zu beobachten ist, soll vielleicht damit in Einklang gebracht werden, daß es bei Astacus motorische Fasern gibt, die in den Grundplexus nicht übergehen, sondern direkt im Endplexus (Taf. 34, Fig. 16) ihren Angriffspunkt haben, und da dieser Endplexus mit demselben der benachbarten Längsfalten nicht kommuniziert, so ist es wohl zu denken, daß auf einen geringen Reiz, der eine Gruppe von Zellen nur in einer Längsfalte trifft, lediglich in derselben eine Antwort erfolgt.

Man darf vermuten, daß bei der Languste, wo alle Zellfortsätze sich in einem Plexus verflechten und wo eine Menge von Verbindungen in der Querrichtung existiert, aus diesen anatomischen Verhältnissen eine größere Koordination der Bewegungen zu erwarten ist; leider habe ich mit diesem Objekt keine Experimente machen können.

Was die motorischen Ganglienzellfortsätze, die den Weg nach vorn einschlagen, anbetrifft, so meine ich, daß sie zur Ringmuskulatur ziehen. Es sei an diese Fälle erinnert, wo starke Kontraktionen oberhalb eines dicken Kotballens beobachtet wurden. Man darf vermuten, daß sie durch den starken Reiz der sensiblen Fortsätze der Ganglienzellen, die unterhalb (kaudalwärts) von der Kontraktionsstelle sich finden müssen, hervorgerufen worden waren. Was die

2. Erregungsleitung in den Muskeln

anbelangt, so will, ich ohne theoretische Erörterungen, die man in den Schriften der schon erwähnten Autoren findet, zu wiederholen, annehmen, daß sie auf dem nervösen Wege vermittelt wird. Leider konnte ich nie eine Färbung erzielen, die den Endplexus der motorischen Fasern allein darstellte; es ist daher unmöglich, denselben von dem Endplexus des Nervus intestin. posterior zu unterscheiden, da die Annahme am nächsten liegt, daß die Fasern beider Art, wie im Grundplexus so auch hier vereinigt verlaufen [1]). Eine unmittelbare Bezugnahme auf die histologischen Verhältnisse ist also unmöglich und man wird zu theoretischen Spekulationen gedrängt.

Bei der Konstruktion des hypothetischen Planes, nach welchem die motorischen Fasern in den Längsmuskeln verteilt werden, muß man folgende Tatsachen im Auge behalten.

1) Es findet die Erregungsleitung in den Muskeln nur in einer Richtung statt.

2) Es werden die Erregungen auf kürzere Strecken mit stärkerem Dekrement und auf längere mit schwächerem Dekrement geleitet.

Um dem ersten Postulat zu genügen, kann man sich die motorischen Fasern im Endplexus folgendermaßen angeordet denken.

Man möge sich erinnern, wie die Aeste des Nervus int. post., bei den Muskeln angelangt, sich sofort teilen und ihre Verzweigungen nach vorn und hinten laufend miteinander anastomosieren usw. (Taf. 31, Fig. 6). Nun kann man sich vorstellen, daß die motorischen Fasern bei der Teilung in den Muskeln der von ihnen begleiteten Nerven (aus dem N. int. post.) nur in die nach vorn ziehenden Aeste übergehen und bei den weiteren Verzweigungen immer die Richtung nach vorn behalten. Die Erregung wird also von einem Angriffspunkte der motorischen Nervenfasern immer kopfwärts in der Längsmuskulatur geleitet.

Wenn wir vor weiteren Konsequenzen unserer bisherigen Auffassung nicht scheuen, so muß diesem motorischen Endplexus das Leitungsvermögen der Kontraktionswellen zugeschrieben werden.

---

1) Es muß ausdrücklich bemerkt werden, daß hier von einer substantiellen Vereinigung keine Rede ist und daß die Frage nach der Art der Verbindung im Endplexus ganz offen gelassen werden muß.

Durch die Untersuchung über die Erregungsleitung in der der Zentren beraubten Ringmuskulatur des Katzendarmes ist Magnus zu der Ansicht geführt worden, „daß es nämlich Nervennetze gibt, die nur der Erregungsleitung dienen und denen die Eigenschaften von Zentren fehlen“.

Eine Leitung der Erregung in einem kontinuierlichen Endnetz nimmt Hofmann bei dem Phänomen des „Wolkenwanderns“ in der Haut der Cephalopoden an. Wenn auch dieses Phänomen unter abnormen Bedingungen entsteht, so ist es doch interessant, weil es eine Leitung in einem Endnetz, das von den zentralen Verbindungen abgetrennt ist und selbst keine Zentren (nach Hofmann) besitzt, möglich macht.

Zur Erklärung dieser Erscheinung hat Hofmann eine „Dehnungshypothese“ aufgestellt, die darauf beruht, daß durch eine Kontraktion der Muskelfasern und durch den von diesen auf die Nervengeflechte ausgeübten Zug die letzteren in Erregung gesetzt werden.

Vielleicht läßt sich diese Auffassung auch in unserem Falle anwenden. Tatsächlich ist das Dekretement in den sich weit fortpflanzenden Wellen ziemlich gering: schwieriger ist, durch die „Dehnungshypothese“ die Entstehung der kürzeren Wellen sich vorzustellen. Man muß für die letzteren annehmen, daß eine ziemlich große Dekreszenz bei der Fortpflanzung der Wellen stattfinden kann, die vielleicht vom Zustand der Nerven, durch welche die Erregung geleitet wird, abhängig ist; ich meine nämlich, ob nicht die lokalen Reize dem Endplexus eine größere Reizbarkeit verleihen können, und in dieser Weise den Weg für die Hauptwellen gangbarer machen. In der Tat sind die letzteren an gefüllten Därmen zu beobachten; freilich ist das Herüberwandern der Wellen über inhaltslose Partien zu konstatieren, ob und in welchem Grade sie dabei abgeschwächt werden, darüber könnten vielleicht genaue physiologische Experimente einen Nachweis liefern.

Zu der obigen Auffassung sei noch bemerkt, daß der Ausgangspunkt der stärkeren Wellen ganz zweckmäßig am hinteren (analwärts gerichteten) Ende jeder Kotsäule zu liegen kommen soll; letzteres kommt in der Tat vor und ist dadurch zu erklären, daß, wie schon erwähnt, der Kot immer am hinteren Ende eine festere Konsistenz annimmt und dementsprechend einen stärkeren Reiz (wir nehmen an, daß er mechanischer Natur ist) ausüben kann.

Der Zweck dieser Erwägungen war, zu zeigen, daß die Annahme der Erregungsleitung in der Muskulatur auf dem nervösen Wege nicht ohne Analogie in der Physiologie ist und daß sie, in unserem Falle angewandt, aufrecht erhalten werden kann.

Wie die Erregung in der Ringmuskulatur geleitet wird und ob eine Koordination mit den Bewegungen der Längsmuskulatur vorhanden sei, muß unerörtert bleiben, da keine genügenden Anhaltspunkte vorliegen.

Man hätte vielleicht erwartet, daß, nachdem in den Bewegungen des Krebsdarmes und der Schneckensohle eine Analogie festgestellt wurde, dieselbe auch in der Innervation sich geltend mache. Ich habe schon bemerkt, daß diese Analogie nicht zu weit zu treiben ist. Die große Regelmäßigkeit der Bewegungen einer Schneckensohle muß in der Anordnung der nervösen Elemente ihren Ausdruck finden. Das kommt in der Tat vor; BIEDERMANN meint, „daß die ganze Anordnung des Nervennetzes der beweglichen Sohle zu dem Wellenphänomen in der nächsten Beziehung steht“. Schon aus den histologischen Verhältnissen im Nervensystem des Krebsdarmes könnte man schließen, daß eine Regelmäßigkeit der Bewegungen nicht obwalten kann. Sie existiert auch in der Tat nicht.

Ob die Loslösung der Zellen aus dem Verbande mit den anderen bis zu vollständiger Individualisierung phylogenetisch verfolgt werden kann, ist noch eine Frage, die zu entscheiden ist.

Die Beobachtungen der Darmbewegungen bei den durchsichtigen marinen Copepoden führen zum Schluß, daß die Vervollkommnung des sie vermutlich beherrschenden Nervennetzes [1]) eine ziemlich geringe ist. Man sieht, wie neben allgemein antiperistaltischen [2]), ziemlich unregelmäßigen Wellen manchmal eine starke Kontraktion der Ringmuskulatur kaudalwärts von den großen

1) Die Unabhängigkeit der Darmbewegungen von Zentralnervensystem ist von W. B. HARDY und W. MX. DOUGALL (On the structure and functions of the alimentary canal of Daphnia. Proceed. of the Cambridge Philos. Soc. Vol. VIII, 1893) folgendermaßen beschrieben: „. . . The rhythmic movement of the proctodaeum appear to be independent of the central nervous system, for they are maintained long after all signs of live have vanished, and may be shown by the proctodaeum when isolated and completely as possible in normal salt solution“ (zitiert nach BOTAZZI, 1902).

2) Auf dem Intestinum bemerkten sie im eigentlichen Sinne „. . . a constantly occurring peristalsis which consists of waves occurring at regular intervalls. These start at the junction of mesenteron and proctodaeum and run forwards, ultimately dying away in the liver diverticula“. „. . . The proctodaeum also exhibits a rhytmical movement which consists of peristaltic waves starting from the anus and travelling forwards to the junction with the midgut“ (ibidem).

Nahrungspartikeln den Darm einschnürt, so daß die Nahrung nach vorn und erst dann nach hinten geschleudert wird. Ist das vielleicht dadurch zu erklären, daß die Verbindung der Zellen im Netze fortbesteht und die Ausbreitung des Reizes in allen Richtungen möglich macht? Doch gewinnt auch hier die Ausbildung gewisser „Bahnen“ die Oberhand, weil der Zweck der Bewegung n einer Richtung erreicht werden muß.

Es kann die Grundlage, auf welcher alle diese hypothetischen Betrachtungen konstruiert wurden, dadurch erschüttert werden, daß eine vollständige Individualisierung der Zellen aus dem Nervennetze bis jetzt nicht bekannt war. Es fehlen tatsächlich im geschilderten System Assoziationselemente, und in den sternförmigen Zellen solche zu erblicken, schien mir nach dem, was von ihnen gesagt wurde, kaum möglich zu sein. Anderseits ist es gewagt, anzunehmen, daß jede Zelle „auf eigene Faust“ wirke, ohne daß eine Reizsummation stattfände. Man erwäge folgendes:

1) Tatsächlich wird nie eine einzige Zelle, sondern, da dieselben in nahen Abständen zu liegen kommen, immer eine Gruppe von Ganglienzellen gereizt.

2) Ein Verband zwischen den Zellen (die untereinander gleich sind) würde immer zu einer diffusen Ausbreitung des Reizes führen und damit könnte oft eine unzweckmäßige Wirkung hervorgerufen werden.

3) Wenn sich Gruppen von Zellen verbinden sollten, so würde das die ungleiche Verteilung der Nervenelemente mit sich führen, was nicht stattfinden darf.

4) Ob eine Reizsummation im Endplexus nicht stattfinden kann, ist selbstverständlich unsicher, aber nicht ausgeschlossen.

Für alle Fälle meine ich, in meinen Hypothesen nicht über das Zulässige hinausgegangen zu sein.

3. Die Funktion und Bedeutung der Verbindung mit dem Zentralnervensystem,

die in unserem Falle durch den Nervus intestinalis posterior bewerkstelligt wird, ist in den bisherigen Erörterungen ganz außer Acht gelassen. Die Peristaltik des Darmes ist ohne Verbindung mit der Ganglienkette beobachtet und als autochthon entstehendes Phänomen gedeutet worden. Man könnte meinen, daß die peripheren nervösen Einrichtungen, die, wie man sich auszudrücken pflegt, die Eigenschaften zentraler Organe besitzen, vollständig unabhängig vom Zentralnervensystem bleiben können.

Dem aber widersprechen die Tatsachen.

Selbst bei einer so weitgehenden Autonomie, wie sie den nervösen Netzen der Seeigelschale zukommt, die v. UEXKÜLL eine „Reflexrepublik" nannte, machen sich nach dem Durchschneiden der Radialnerven gewisse Störungen deutlich. Unter vielen Beispielen will ich an die Experimente an dem Colon erinnern. ELLIOTT und BARCLAY-SMITH[1]) haben gezeigt, daß, wenn man bei einem Hund alle sympathischen und Beckennerven durchschneidet und das Rückenmark zerstört, die normale Ernährung und Defäkation möglich ist, doch sind die Funktionen des Colons deutlich gestört; bei der Ratte werden nach derselben Operation die Colonbewegungen träge und schwach, es treten Anhäufungen des Kotes ein. Kurz, die Abhängigkeit der peripheren nervösen Apparate vom Zentralnervensystem ist unbestritten. Sie kann größer und kleiner werden, indem es sich um „quantitative Unterschiede in der Autonomie des peripheren Gangliennetzes[2])" handelt. Die Bedeutung und Funktion der Zentren ist Gegenstand der eingehenden Untersuchungen JORDANS über Pulmonaten gewesen, wo er die verschiedenen Hypothesen einer gründlichen Kritik unterwirft. Es würde zu weit führen, hier seine Argumente anzuführen; es sei in dieser Beziehung auf die Originalarbeit verwiesen. Ich möchte nur seine Schlußfolgerung vorbringen. Er gibt zu, daß die Zentren als „Knotenpunkte zahlreicher Leitungsbahnen" funktionieren können. „Gewiß ist das eine ihrer wichtigsten Aufgaben, *vor allem aber sind sie „Reservoirs" von Energie, die auf Grund ihres mehr oder weniger hohen Potentials das ihnen unterstellte Nervenmuskelsystem in seiner automatischen Funktion zu leiten vermögen, nach dem universellen Gesetze vom Energieausgleich* — bei den Schnecken vorläufig."

Es ist vielleicht möglich, anzunehmen, daß in unserem Falle die Bedeutung der zentralen Verbindung als Leitungsbahn vollständig verloren gegangen ist, es können dabei die Ergebnisse der histologischen Untersuchung (Mangel der für das Zentralnervensystem bestimmten rezeptorischen Elemente) verwertet werden. Die Autonomie der Darmperistaltik ist überhaupt sehr groß. „Den höchsten Grad der Selbständigkeit erreicht schließlich das eigene Nervensystem (die Ganglienplexus) und damit die Peristaltik des

1) Siehe MAGNUS' Referat in Ergebn. der Physiol., 1908.
2) BIEDERMANN, PFLÜGERS Arch., Bd. CXI, p. 287.

Darmes der Wirbellosen und der Wirbeltiere „wo der Einfluß übergeordneter Zentren gänzlich zurücktritt“ (Biedermann, Pflügers Arch., Bd. CVII, p. 55). In jedem Falle kommt ihnen eine gewisse Regulierung der Bewegungen zu.

Wenn ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen überblicke, so haben sie mich zu folgender Vorstellung über die Darminnervation der Krebse geführt.

1) Das Nervensystem des Krebsdarmes besteht aus autonomen nervösen Einrichtungen, die mit dem Zentralnervensystem in Verbindung stehen.

2) Das autonome Nervensystem, das zur Aufgabe hat, die Peristaltik in Gang zu setzen und zu beherrschen, besteht aus bipolaren Zellen, die den einen (rezeptorischen) Fortsatz zum Lumen des Darmes schicken, der zweite dagegen, effektorischer Natur, tritt mit den Fortsätzen anderer Zellen in ein Geflecht ein, von dem die Fasern zu den Muskeln ziehen, woselbst sie in einem Endplexus die Erregung zu leiten vermögen.

3) Der vom letzten Abdominalganglion kommende Nerv mit seinen zahlreichen Verästelungen in der Muskulatur, wo er sich mit den motorischen Fasern vereinigt, hat die Regulierung der automatischen Bewegung zu besorgen.

Am Anfang dieser Arbeit schwebte mir als Ziel vor, durch die vollständige Kenntnis des Verlaufes einer jeden Nervenfaser in den Mechanismus der Peristaltik einen klaren Einblick zu gewinnen. Es stellte sich bald heraus, daß das nicht in vollem Umfange sich erfüllen ließ. Abgesehen von der ganz mangelhaften Erforschung des Nervensystems im Isopodendarme, enthält die anatomische Darstellung der Dekapodendarminnervation viele Lücken. Es mußte deshalb bei dem Ueberblicke der ganzen Anordnung und der Funktion des beschriebenen Nervensystems einiges Hypothetische eingeschoben werden. In keinem Falle aber ist eine Vermutung ausgesprochen worden, die das mikroskopische Bild gegen sich hätte; vielmehr spricht das letztere für eine große Wahrscheinlichkeit des Vorgebrachten. So darf ich mit v. Uexküll schließen: „Ich habe mich bemüht, keinen Zweifel darüber walten zu lassen, wo die Unsicherheit beginnt. Ein berechtigter Vorwurf kann meines Erachtens nicht erhoben werden, wenn es

nicht gelingt, ein Problem völlig zu erschöpfen. Dagegen ist eine Darstellung zu verwerfen, die das ungenügende Resultat verschleiert und die Grenzen des Bekannten und Unbekannten gegeneinander verschiebt."

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. ARNOLD LANG und Herrn Prof. Dr. KARL HESCHELER meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Herrn Prof. LANG bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für gütigst geschafftes Material besonders verpflichtet. Herr Prof. HESCHELER ist mir in allen Schwierigkeiten, die sich einem Anfänger bieten, hilfreich zur Seite gestanden. Desgleichen bin ich der Assistentin des Zoologischen Institutes, Frl. Dr. MARIE DAIBER, Dank schuldig.

Einige Experimente sind im physiologischen Institute ausgeführt worden. Für die Liebenswürdigkeit und das Entgegenkommen spreche ich Herrn Privatdoz. Dr. RUDOLF HÖBER auch hier meinen Dank aus.

Erklärung der Tafeln.

Alle Zeichnungen mit Ausnahme der Fig. 1 sind nach den Totalpräparaten mit Hilfe des Zeichenapparates ausgeführt worden. Die angegebenen Linsensysteme beziehen sich auf Apochromatobjektive und Kompensationsokulare von Zeiß.

Tafel 30.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Enddarm von Palinurus. *rm* Ringmuskulatur. Eisenhämatoxylinfärbung. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 2. Längsmuskulatur des Palinurusdarmes. Halbschematisch nach einem Methylenblaupräparate. Die kopfwärts ziehenden Bündel sind dunkler gezeichnet. Auf einem Teile der Figur sind sie nicht abgebildet, um ihre hinteren Insertionsenden, die nach innen von den vorderen liegen, zu zeigen. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 3. Bipolare Ganglienzelle aus dem Palinurusdarme. Cajals Silberfärbung. Hom. Imm. 2 mm, num. Apertur 1,30, Komp.-Ok. 8.

Fig. 4. Tripolare Ganglienzelle aus dem Palinurusdarme. Dieselbe Methode und Vergrößerung.

Fig. 5. Ganglienzellen aus dem Palinurusdarme; *tr* tripolare Zelle. Dieselbe Methode. Hom. Imm. 2 mm, num. Ap. 1,30, Komp.-Ok. 4.

Tafel 31.

Methylenblaufärbung. Ammoniumpikratfixierung (nach Bethe).

Fig. 6. Verbreitung des Nervus intestinalis posterior in der Darmmuskulatur von Astacus. *gr* zum Grundplexus gehörender Nerv, *Rmn*, *Lmn* Ring- und Längsmuskelnerven. Eine aus verschiedenen Stellen kombinierte Figur. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 7. Tripolare Ganglienzelle aus dem Astacusdarme. Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 8. Vereinigung der Ganglienzellfortsätze zu einem Bündel und die zweifelhafte Verbindung mit den sternförmigen Zellen. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 9. Letztere bei stärkerer Vergrößerung. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 10. Sternförmige Zellen aus dem Astacusdarme. Obj. 4, Ok. 8.

Tafel 32.

Fig. 11, 13 und 14 Methylenblau-, Fig. 12 Toluidinblaufärbung. Ammoniummolybdatfixierung.

Fig. 11. Bipolare Ganglienzellen aus dem Darme von Astacus *(a)* und von Palinurus *(b)*. Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 12. Ganglienzellen aus dem Astacusdarme. Die Zelle *a* ist von der Kante gesehen. (Die Zellen sind ein wenig flachgedrückt.) Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 13. Vereinigung der Zellfortsätze zu einem Bündel (im Astacusdarme). Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 14. Das gleiche bei Palinurus. *dr* die sich mit Methylenblau färbenden Intestinaldrüsen. Obj. 16, Ok. 4.

Tafel 33.

Fig. 15. Ganglienzellen aus dem Palinurusdarme und der von ihren Fortsätzen gebildete Plexus. Die dicksten Nervenfaserbündel, mit welchen das ganze Geflecht in Verbindung steht, stellen die Aeste des Nervus intestinalis posterior dar. Bei *r* (rechts unten) sieht man die verschiedene Richtung der Fasern. Bei *Rmn* und *Lmn* die Andeutung der Ring- und Längsmuskelnerven. Methylenblau. Ammoniummolybdatfixierung. Obj. 16, Ok. 4.

Tafel 34.

Fig. 16. Verbreitung des Endplexus in der Längsmuskulatur, an dem die Ganglienzellfortsätze Anteil nehmen. Astacus. Methylenblau. Ammoniummolybdat. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 17. Die Nerven im Darme von Porcellio (Isopoda). Die beiden Rami des Nervus intest. poster. stehen miteinander vermittels des kontinuierlichen Netzes in Verbindung. An der einen Seite sind zahlreiche Varikositäten (Kerne? Zellen?) abgebildet. Ein aus mehreren Präparaten zusammengesetztes Bild. Methylenblau. Obj. 16, Ok. 4.

Literaturverzeichnis.

Ich führe nur diese Abhandlungen an, die das Thema meiner Arbeit unmittelbar berühren. Größere Zusammenstellungen findet man bei Bethe (1903) und Mangold (1905). Ueber die Arbeiten aus dem Gebiete der Physiologie der Darmperistaltik liegen in Ergebnissen der Physiologie zwei Referate vor: von Starling (1902, Abt. 2) und Magnus (1908).

1834 Krohn, A. D., Ueber die Verdauungsorgane des Krebses. Isis v. Oken.

1857 Haeckel, Ernst, Ueber die Gewebe des Flußkrebses. Müllers Archiv.

1868 Lemoine, V., Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'Écrevisse. Annales des Sc. Natur., 5. Série, IX. Zoologie.

1885 Frenzel, Joh., Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.

1888 Cattaneo, G., Sulla struttura dell intestino dei Crostacei Decapodi e sulle funzione delle loro glandule enzimatiche. Atti Soc. Italian. Sc. Natur., Vol. XXX.

1896 Bethe, A., Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. Anat. Anz., Bd. XII.

1896 Holmgren, E., Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz., Bd. XII.

1896 Němec, B., Ueber das Eingeweidenervensystem einiger Isopoden. Zool. Anz., Bd. XIX.

1897 Apáthy, S., Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehnungen zu den Zellen. Mitt. zool. Station Neapel, Bd. XII.

1897 Nusbaum, J., und Schreiber, W., Beitrag zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems bei den Crustaceen. Biol. Centralbl., Bd. XVII.

1898 Bethe, A., Das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. II. Teil. 3. Mitteil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.

1898 Schreiber, W., Noch ein Wort über das peripherische sensible Nervensystem bei den Crustaceen. Anat. Anz., Bd. XIV.

1898 Holmgren, E., Zum Aufsatze Schreibers „Noch ein Wort usw.". Anat. Anz., Bd. XIV.

1899 Dogiel, A. S., Ueber den Bau der Ganglien in den Geflechten des Darmes und der Gallenblase der Menschen und der Säugetiere. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt.

1899 Nusbaum, J., Beiträge zur Kenntnis der Innervation des Gefäßsystems nebst einigen Bemerkungen über das subepidermale Nervengeflecht bei den Crustaceen. Biol. Centralbl., Bd. XIX.

1899 Schönichen, W., Der Darmkanal der Onisciden und Aselliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXV.

1900 Bronns Klassen und Ordnungen. Malacostraca, Bd. V, 2. Abt.

1900 Uexküll, J. v., Die Physiologie des Seeigelstachels. Zeitschr. f. Biol., Bd. XXXIX.

1901 Wallengren, H., Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sog. Intestinaldrüsen bei den Decapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX.

1902 Botazzi, Fil., Untersuchungen über das viscerale Nervensystem der decapoden Crustaceen. Zeitschr. f. Biol., Bd. XLIII.

1903 Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.

1903 Uexküll, J. v., Studien über den Tonus. I. Der biologische Bauplan von Sipunculus nudus. Zeitschr. f. Biol., Bd. XLIV.

1904 Jordan, H., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebses. Pflügers Arch., Bd. CI.

1904 Magnus, R., Versuche am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. I. und II. Mitteil. Pflügers Arch., Bd. CII. III. und IV. Mitteil. Pflügers Arch., Bd. CIII.

1905 — V. Mitteil. Pflügers Arch., Bd. CVIII.

1906 — Dasselbe. VI. Mitt. Pflügers Arch., Bd. CXI.

1905 Biedermann, W., Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. II. Die lokomotorischen Wellen der Schneckensohle. Pflügers Arch., Bd. CVII.

1906 — Studien zur usw. III. Die Innervation der Schneckensohle. Pflügers Arch., Bd. CXI.

1905 Jordan, H., Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten I. Pflügers Arch., Bd. CVI.

1905 — Dasselbe II. Pflügers Arch., Bd. CX.

1905 Mangold, E., Untersuchung über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. V.

1907 Yanase, J., Beiträge zur Physiologie der peristaltischen Bewegungen des embryonalen Darmes. I. Mitteil. Pflügers Arch., Bd. CXVII.

1907 Guieysse, A., Étude des organes digestifs chez les Crustacés. Arch. d'Anatomie microsc., T. IX.

1907 Holmgren, E., Ueber die Trophospongien in den quergestreiften Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXI.

1907 Hofmann, F. B., Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXX.

1907 — Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? I. Untersuchungen an Cephalopoden. Pflügers Arch., Bd. CXVIII.

Die Spermatogenese von Helix (Tachea nemoralis und hortensis.

Von

Dr. **Max Kleinert** aus Breslau.

Hierzu Tafel 35—38 und 22 Figuren im Text.

Wenn die Chromosomen die Träger der Vererbung sind, wie dies nach ihrem eigenartigen Verhalten bei den Reifungsteilungen und nach den Vorgängen bei der Befruchtung anzunehmen ist, so kann man erwarten, daß auch die merkwürdigen Zahlenverhältnisse des MENDELschen Gesetzes sich aus der Chromosomentheorie der Vererbung erklären lassen [1]. Unter den in dieser Richtung gehenden Hypothesen ist in erster Linie die von dem amerikanischen Forscher SUTTON (1903) ausgesprochene Erklärung zu nennen, welche dann auch von BOVERI (1904) angenommen wurde; sie beruht auf der Annahme, daß einzelne Eigenschaften einer Species an einzelne Chromosomen gebunden sein können. Diese Auffassung gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß die Chromosomen bei manchen Tieren von ungleicher Größe unter sich sind, also offenbar auch eine ungleiche Bedeutung haben [2]. Es ist daher für die Entscheidung über den Wert der Theorie von SUTTON und BOVERI von Wichtigkeit, daß solche Species auf ihre Chromosomen hin untersucht werden, bei welchen man das MENDELsche Gesetz beobachtet hat.

ARNOLD LANG hat bei seinen interessanten Züchtungsversuchen an der Gartenschnecke (Helix hortensis) und der Hainschnecke (Helix nemoralis) überraschende Bestätigungen des

---

1) Eine zusammenfassende Darstellung der Chromosomentheorie der Vererbung findet man in der Schrift von H. E. ZIEGLER, Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905.

2) Vergl. die Ausführung von ZIEGLER, Die Chromosomentheorie der Vererbung in ihrer Anwendung auf den Menschen. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 3. Jahrg., 1906. Ferner ZIEGLER, Die Erklärung der MENDELschen Regel. Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908, p. 177 u. f.

Mendelschen Gesetzes gefunden. Herr Professor H. E. Ziegler stellte mir nun das Thema, die Chromosomen dieser Schnecken in der Spermatogenese zu beobachten.

Ueber die Chromosomen dieser beiden Arten liegen in der Literatur fast gar keine Mitteilungen vor, während hingegen die nahe verwandte Weinbergschnecke (Helix pomatia) öfters untersucht worden ist. Von etwaigen Größenunterschieden der Chromosomen ist aber bei der Weinbergschnecke nichts berichtet worden; auch widersprechen sich die Angaben der einzelnen Autoren in bezug auf die Anzahl der Chromosomen. Um daher über diese Punkte Aufklärung zu erlangen, zog ich auch die Weinbergschnecke in den Kreis meiner Untersuchung.

An dieser Stelle erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor H. E. Ziegler, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für das große Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegengebracht hat, und die vielseitigen anregenden Aufklärungen bei den komplizierten und schwierigen Verhältnissen.

Material und Methode.

Das für das Studium der Spermatogenese erforderliche Material verschaffte ich mir in den Monaten Juli und August aus der Umgebung von Jena. Die günstigste Gelegenheit für den Fang der Schnecke bot sich des Morgens oder an Regentagen kurz nach dem Regen.

Die häufigste Art in hiesiger Gegend ist die Gartenschnecke Helix (Tachea) hortensis. Die ungebänderte Form kommt viel häufiger vor als die gebänderte. Es entfällt ungefähr eine gebänderte Form auf 10 ungebänderte. Weniger häufig, aber durchaus nicht selten ist die Hainschnecke, Helix (Tachea) nemoralis. Man findet sie oft an denselben Stellen wie die vorige Art; sie scheint aber beschattete und feuchte Orte in höherem Grade zu bevorzugen. Bei Helix nemoralis trifft man fast ausschließlich die drei- und fünfbänderige Form an. Ungebänderte Exemplare scheinen in hiesiger Gegend sehr selten zu sein; ich fand selten eine zweibänderige, niemals eine ungebänderte Form. Aus diesem Grunde konnte ich auch die Idee nicht durchführen, von jeder der beiden Species je eine gebänderte und ungebänderte Form zu untersuchen.

Den Tieren wurde, nachdem der Kopf abgeschnitten war, die Zwitterdrüse aus der Leber herauspräpariert. Unter physio-

logischer Kochsalzlösung wurden dann die etwa noch anhängenden Leberteilchen sorgfältig entfernt. Darauf kam die zerteilte Zwitterdrüse sofort in das starke FLEMMINGsche Gemisch, wo sie gegen 48 Stunden verweilte. Nach dem Fixieren wurde die Zwitterdrüse 24 Stunden im fließenden Wasser ausgewaschen und in Alkohol von ansteigender Konzentration gehärtet.

Die Dicke der Schnitte betrug 3—10 μ. Zur Färbung benutzte ich das HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylin. Durch sorgsam ausgeführte Differenzierung mit 2-proz. Eisenalaunlösung erzielte ich sehr klare und deutliche Bilder.

Die Untersuchung wurde ausgeführt mit $^1/_{12}$ homogener Immersion (Zeiß) und den Kompensationsokularen 4, 8, 18. An Stelle des zerstreuten Tageslichtes bediente ich mich meistens einer künstlichen Lichtquelle (Auerbrenner) unter Einschaltung einer sog. Schusterkugel. Die Zeichnungen wurden aus freier Hand angefertigt, wobei die relative Größe der Zellen mittels des Okularmikrometers festgestellt wurde.

Historischer Abschnitt.

Es würde zu weit führen, wollte ich die zahlreichen Werke über die Spermatogenese der Mollusken anführen. Ich verweise dieserhalb auf die Zusammenfassungen bei früheren Autoren. Hier werde ich mich hauptsächlich auf die Arbeiten beschränken, welche die Gastropoden betreffen und in welchen die Chromosomenverhältnisse behandelt wurden.

Zuerst stellte PLATNER im Jahre 1886 bei der Spermatogenese von Helix pomatia fest, daß die ungeteilte äquatoriale Körnchenplatte größerer und kleinerer Spindeln aus 24 Elementen besteht.

Im Jahre 1889 führte derselbe Autor den Nachweis, daß die Zahl der Polhauptstrahlen halb so groß ist als die Gesamtzahl der äquatorialen, chromatischen Elemente. „Es liegt also hier ein feststehendes Verhältnis vor, ein gesetzlicher Zusammenhang.“ Die letzte Teilung der Spermatocyten schließt sich ohne Ruhestadium an die vorhergehende an, wobei die chromatische Substanz direkt wieder in Chromosomen zerfällt. „Bei der letzten Teilung der Spermatocyten findet eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl statt.“ Während also PLATNER bei den früheren Teilungen von Limax agrestis 16 Chromosomen als Doppelkügelchen vorfand, zeigte die Aequatorialplatte der letzten Teilung

nur 8 Doppelkügelchen. Diese Elemente sind bereits die segmentierten Chromosomen.

Zimmermann (1891) unterscheidet in der Spermatogenese von Helix pomatia Spermatogonien, Spermatocyten 1. Ordnung und Spermatozoen. Bei der ersten Generation ist das Protoplasma nur spärlich vorhanden. Die Spindeln sind klein und zierlich. Die Zellen der folgenden Generation sind viel größer und reicher an Protoplasma. „Das Chromatin ist in kleinen, rundlichen, durchlochten Klümpchen, die durch wenige, aber noch erkennbare, helle, radiäre Linien in einzelne Stückchen getrennt sind, angeordnet. Unter sich sind diese Klümpchen, deren Zahl im Maximum 24 zu betragen scheint, durch feine Fäden verbunden.“ Vor der Einstellung in den Aequator der Spindel verlieren die Chromosomen ihre Durchbohrung und nehmen Hantelform an.

Das folgende Jahr (1892) brachte eine Arbeit von O. vom Rath „Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Latr.“, und in welcher er die Bildung der Vierergruppen in der Spermatogenese einiger Mollusken folgendermaßen schildert: „In der Samenbildung von Helix pomatia konstatierte ich für die Teilungen der Ursamenzellen die Chromosomenzahl 24, welche bereits von Platner als für Helix pomatia typisch bezeichnet wurde. Vor der ersten Reduktionsteilung war die Zahl auf 48 verdoppelt und diese 48 Chromosomen waren in Gruppen von je 4 miteinander durch Linien verbunden und zeigten so genau die Bilder, die ich für Gryllotalpa beschrieben und in Fig. 14 und 15 dargestellt habe, nur waren bei Helix pomatia stets 12 Gruppen von je 4 Chromosomen zu zählen. Selbstverständlich sind diese Verhältnisse bei Helix pomatia wegen der doppelten Zahl der Chromosomen und der geringen Größe derselben ungleich schwieriger zu erkennen als bei Gryllotalpa. Durch die erste Reduktionsteilung wird dann bei Helix pomatia die Zahl der Chromosomen auf 24 und bei der zweiten Reduktionsteilung auf 12 herabgesetzt.“ Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Limax cinereo-niger, wo vom Rath bei den Teilungen der Ursamenzellen 16 Chromosomen feststellte. „Jede der 4 Samenzellen erhält auf diese Weise trotz der zweimaligen Reduktion infolge des Verdoppelungsprozesses bei Helix pomatia 12, bei Limax cinereo-niger 8 Chromosomen, also die Hälfte der typischen Zahl 24 resp. 16.“

Interessant ist es, mit Auerbach (1896) das Schicksal der Chromosomen bei Paludina vivipara zu verfolgen. Hier unterscheidet Auerbach 5 Zellgenerationen: Spermatogonien, Spermato-

cyten 1., 2. und 3. Ordnung sowie Spermioblasten. In den Spermatogonien beträgt die Grundzahl der Karyosomen 4. „Am Ende des Schleifenstadiums zerfallen jedesmal die 4 Fäden in 16 Stücke, die sich zu Kügelchen abrunden und vor der Einlagerung in die Faserspindel wieder zu 4 Karyosomen von gedrungener Form vereinigen.“ Weiter sagt AUERBACH: „In der 3. Zellgeneration nimmt dieser Vorgang die Form des Viererstadiums an und findet sich auch die Abweichung ein, daß an der Faserspindel jedes der 4 Karyosomen, statt wie sonst in 2, diesmal in 4 Teilstücke zerfällt, so daß 8 Körperchen nach jedem Pol hinwandern.“ Die Spindel der 4. Generation zeigt wieder 4 Karyosomen, aus denen durch Zweiteilung die Kerne der Spermioblasten hervorgehen. Während nun die haarförmigen Spermatozoen der 5. Zellgeneration den Spermioblasten entstammen, entstehen die wurmförmigen Spermien aus den Spermatogonien, ausnahmsweise aus den Spermatocyten 1. Ordnung. Von ihren Schwesterzellen weichen aber diese Zellen insofern ab, als die 4 Karyosomen an den beiden Polen sich durch Zweiteilung vermehren. Diese Körperchen zerstreuen sich im ganzen Zellraum, zerfallen dann in feine Stäubchen, um schließlich zu verschwinden. „Danach ist und bleibt fernerhin diese Bildungszelle kernlos im weitesten Sinne des Wortes.“ Die zweierlei Samenfäden ordnen sich nun zu gemeinschaftlichen Bündeln an, und zwar so, daß die haarförmigen Spermien allseitig durch wurmförmige von ihresgleichen getrennt sind.

Im Jahre 1897 erschien eine Abhandlung von BOLLES LEE über „Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia“. Dieser Autor teilt die samenbildenden Zellen ein in Spermatogonien, Spermatocyten 1. und 2. Ordnung. Die Teilung der Spermatogonien zeichnet sich vor allem aus durch das Stadium des segmentierten Knäuels. Er besteht infolge Längsspaltung der anfangs vorhandenen 24 Schleifen jetzt aus 48 Elementen und hat so Aehnlichkeit mit einer „Corolle de fleur“. Auf dieses Stadium folgt die merkwürdige „Phase de l'éparpillement des anses“, wo die sekundären Elemente ordnungslos im ganzen Kernraum zerstreut werden. Sie vereinigen sich jedoch bald wieder paarweise und bilden eine Sternfigur, aus welcher durch Konzentration der Chromatinsubstanz 24 Chromosomen hervorgehen: „Il paraît impossible de ne pas en conclure qu'à ce stade les 48 éléments isolés ou apparemment isolés de la phase de l'éparpillement se rassemblent en 24 groupes binaires. Mais quant au mécanisme par lequel ce rassemblement s'effectue, je n'ai pas pu le dévoiler.“

Aller Wahrscheinlichkeit nach setzen sich die neuen zweiwertigen Gruppen teilweise aus heterogenen Elementen zusammen. „Il est possible que cette phase donne lieu à une division réductionnelle qualitative de Weismann.“ Die Spermatocyten 1. Ordnung, welche eigentlich nur die letzte Generation der Spermatogonien darstellen, sind größer und kräftiger gebaut und oft langgestielt. Im ruhenden Kern bemerkt man nun das Auftreten von oft schleifenförmigen, gewundenen Chromatinstückchen, deren Zahl 24 beträgt. Aus diesen gehen durch Verkürzung und Verdickung mit nachfolgender Längsspaltung Schwestersegmente hervor, die wieder zu verschieden gestalteten Körpern verschmelzen (Textfig. 3). „Pendant la marche de ce processus de fusion, il se produit des figures d'anneaux on d'ellipses, et des figures de boules réunies au nombre de quatre, qui sont sans doute les Vierergruppen des auteurs. Mais ces tétrades, comme on pourrait les appeler, ne sont pas des formations quadripartites, elles ne sont jamais que bipartites. Elles ne sont jamais que des formations passagères, des étapes du processus de fusion des segments. Il en est de même de la formation des anneaux ou d'ellipses.“ Nach fortgesetzter Verdichtung der chromatischen Substanz stellen sich diese Elemente als 24 völlig homogene, schiffchenförmige Chromosomen in die Aequatorialplatte ein und unterliegen daselbst einer Querteilung. Zwischen dieser und der nächsten Teilung ist ein unvollständiges Ruhestadium. Die Spermatocyten 2. Ordnung bestehen aus 24 gekrümmten Stäbchen, ohne daß jedoch in den Prophasen eine Längsspaltung voraufgegangen wäre. Die Chromosomen teilen sich der Quere nach. „Cette cinèse est donc une division réductionnelle de Weismann, qualitative et quantitative, mais non numérique en même temps. Il n'y a point de réduction numérique dans la spermatogénèse de l'Helix pomatia.“

In demselben Jahre (1897) veröffentlichte Godlewski seine Beobachtungen über das Auftreten mehrfacher bipolarer Mitosen in der Spermatogenese von Helix pomatia. Er meint, daß dieser Kernteilungsmodus als normal und der gewöhnlichen einfachen Mitose als gleichwertig zu erachten sei. Die Zahl der Chromosomen, welche zuerst ringförmig, später hantelförmig sind, beläuft sich im äquatorialen Teil jeder Zentralspindel auf 24.

Nach Murray (1898), welcher hauptsächlich den Nebenkern von Helix pomatia untersucht hat, beträgt die Zahl der Chromosomen in der Aequatorialplatte der ersten wie zweiten Reifungsteilung je 24. In den Spermatogonien dagegen finden sich 48 Paare von Schwesterchromosomen „48 pairs of sister-chromosomes“.

Ganz eigentümlich verlaufen bei Paludina vivipara die beiden Reifungsteilungen der Spermatocyten, aus denen die wurmförmigen Samenfäden hervorgehen. Nach MEVES (1901) beträgt die Zahl der Chromosomen in der ersten Reifungsteilung 14. An der zweiten Teilung nehmen nur 4 Chromosomen aktiv teil. Die anderen 10 jetzt bläschenförmigen Chromosomen verhalten sich passiv. Sie werden von einer Kapsel umgeben und gelangen sämtlich in eine Spermatide, um dort unterzugehen. Zum Aufbau des wurmförmigen Samenfadens erhält jede Spermatide nur ein Chromosom, während sich die übrigen in der Zellsubstanz verlieren.

Als Ergänzung hierzu veröffentlichte MEVES im Jahre 1902 eine Arbeit „Ueber olygopyrene und apyrene Spermien etc." Darin bezeichnet MEVES nach einem Vorschlage WALDEYERS die haarförmigen Samenfäden als eupyrene „mit ordentlichem Kern versehene", die wurmförmigen als olygopyrene „mit wenig Kern versehene". Die Zahl der Chromosomen in den Spermatogonien beläuft sich auf 14. Die Teilung ist eine Aequationsteilung. Die Spermatogonien, die zu eupyrenen Spermien werden, treten wie gewöhnlich in die beiden Reifungsteilungen ein. Auch hier handelt es sich um Aequationsteilungen. Die Spermatogonien dagegen, die sich zu olygopyrenen Spermien entwickeln, wachsen außerordentlich stark heran. In den jungen Spermatocyten liegt dann neben dem Kern ein großes Idiozom mit 2 Zentralkörpern. MEVES nimmt an, „daß die Potenz der olygopyrenen Spermien in bezug auf die Vererbung nur einen Bruchteil der Vererbungspotenz der eupyrenen beträgt".

Eingehend hat sich PROWAZEK (1902) mit der Spermatogenese von Helix pomatia befaßt. In den Spermatogonien treten die Schleifen zuerst in der Zwölfzahl auf, aus denen dann durch Längsspaltung die Normalzahl der Schleifen, nämlich 24 Elemente, hervorgeht. Ausgebildete Spindeln mit kurzen, massigen und gedrungenen Chromatinschleifen konnte PROWAZEK nur in vereinzelten Fällen auffinden. Bei der Umwandlung in die Spermatocyten 1. Ordnung findet zuerst eine Verklumpung und Konzentration der Chromatinelemente in der Kernschleife statt. Dadurch zerfallen die Kernschleifen in 24 längliche, an den Polen etwas unregelmäßig gestaltete, dichte Chromatingruppen, die zuweilen noch die gekrümmte Gestalt der Kernschleifen aufweisen. Diese 24 Chromatinklumpen werden bald darauf „körnig-stäbchenartig" und spalten sich der Länge nach in 48 Elemente. Letztere legen sich zu Vierergruppen zusammen, die alsdann in der Zwölfzahl vorkommen.

Das Zustandekommen der Vierergruppen erklärt sich PROWAZEK folgendermaßen: „Es wurde einfach immer die eine Quergliederung, die auch in den meisten Fällen so nicht vollends durchgängig war, da achromatische Substanzen gleichsam Fadenbrücken zwischen den Chromatinelementen bildeten, rückgängig gemacht und so entstanden aus den 24 längsgespaltenen Elementen 12 Doppelelemente. Es trat zunächst eine Pseudoreduktion (HÄCKER) ein.“ Weiter schildert PROWAZEK den Verlauf der ersten Reifungsteilung: „Die Zerteilung der Vierergruppen ähnlichen Gebilde erfolgt in etwas variabler Weise, je nachdem die Teilung dieser in der Längsrichtung deutlicher ausgeprägt verblieb (Fig. 20 a) oder sofern sie zu homogenen, sphärischen Körpern verschmolzen sind, worauf die Teilung in der in Fig. 21 a, b und 22 skizzierten ringartigen Weise vollzogen wird.“ Die 12 zweiwertigen kompakten Chromosomenteile treten nun ohne Ruhestadium in die zweite Reifungsteilung ein, wo sie allem Anschein nach der Quere geteilt werden.

In demselben Jahre (1902) veröffentlichte ANCEL seine Forschungen über die „Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia (Linn.)“. Die Ursamenzellen besitzen 48 Chromosomen. Die Tetraden in den Spermatogonien bilden sich auf die Weise, daß 48 sehr dünne Chromatinfäden sich paarweise der Länge nach zusammenlegen und verschmelzen. Es entstehen so zuerst 24 voluminöse „anses“, aus denen dann durch Verdichtung ihrer Substanz 24 zweiwertige Chromosomen hervorgehen. Die Spermatocyten 1. Ordnung enthalten ebenso wie die Spermatocyten 2. Ordnung 24 Chromosomen, die sich der Quere nach teilen. Die zweite Reifungsteilung geht mit einer qualitativen und quantitativen Reduktion des Chromatins einher.

Noch in demselben Jahre (1902) teilt PROWAZEK ein Vorstadium der Vierergruppenbildung mit, das ihm bei der Helix-Spermatogenese entgangen war. Das Chromatin verteilt sich zunächst äußerst fein, fast staubartig und sammelt sich dann zu einzelnen oft gezackten, unregelmäßigen Inseln an. Diese spalten sich frühzeitig der Länge nach und bilden dann durch fortgesetzte Verdichtung die Vierergruppen.

Ganz eigentümlich verhalten sich die Centrosomen in der Spermiogenese von Enteroxenos östergreni nach den Angaben von BONNEVIE (1904). Die jüngsten Spermienzellen enthalten 2 Zentralkörnchen, die von einer Sphäre (Centrotheca MEVES) umgeben sind. Um diese lagert sich eine Schicht von Mitochondrienkörnchen, die

später den Spiralfaden liefern. Die Centrotheca wandert nach dem vorderen Pol des Kerns und wird zum Perforatorium der Spermie. Das distale Zentralkörnchen wird stäbchenförmig und verlängert sich nach dem Kern zu. Das proximale Zentralkorn spaltet sich zuerst in 2, dann in 4 Körnchen, „Ringkörner". Diese sind durch feine Fäden unter sich zu einem Viereck verbunden und stehen außerdem mit Kern und Achsenfaden in Verbindung. Nach Beendigung des Längenwachstums legen sich die 4 Körnchen als geschlossene, ringförmige Platte zwischen Hals und Mittelstück. Als Umhüllungsmembran dieser Teile dient das zwischen den 4 Ringkörnern ausgebreitete Cytoplasmahäutchen. Leider hat Bonnevie die Chromosomen in der Spermatogenese nicht untersucht, wohl aber gibt die Ovogenese darüber Aufschluß. Die Zahl der Chromosomen in den Oogonien beläuft sich auf 34 Elemente: 8 große, 8 kleine und 18 mittlere. Beim Eintritt in die erste Reifungsteilung ergaben sich 4 große, 9 mittlere und 4 kleine Chromosomen.

Die Spermatogonien.

Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen bei Helix nemoralis.

Die Zwitterdrüse von Helix stellt ein lappiges Gebilde dar, welches aus zahlreichen Acini besteht und ganz oben in der Leber gelegen ist.

Fig. 1 (Taf. 35) zeigt die celluläre Wandschicht eines Acinus mit ansitzenden jüngsten Spermatogonien. Dieselben liegen dicht zusammengedrängt in mehreren Reihen übereinander und sind von polygonaler Gestalt. Was ihre Größe anbetrifft, so sind sie mindestens 10 μ lang und 10 μ breit. Ihr Kern ist durch eine Membran deutlich gegen das Protoplasma abgegrenzt. Innerhalb des Kerns befinden sich mehrere intensiv gefärbte, verschieden große Chromatinklümpchen, während das Kerngerüst ein ungefärbtes, eher trübes Aussehen aufweist. In unmittelbarer Nähe des Kerns bemerkt man einen lichtbrechenden, pentagonalen oder hexagonalen, homogenen Körper mit stark hervortretender, grell gefärbter Rindenschicht; letztere scheint 5—6 mehr oder weniger stark gekrümmte Stäbchen zu enthalten. Dieses Gebilde ist der „Nebenkern" der Autoren. Nach Platner bildet der Nebenkern bei Helix pomatia ein in sich selbst verlaufendes, mehrfach ver-

schlungenes Element. Bei Arion dagegen besteht der Nebenkern nach dem eben genannten Autor scheinbar aus einer Anzahl stark lichtbrechender Stäbchen, die zu einer mehr oder weniger regelmäßigen, eckigen Figur geordnet sind. Die bei beiden Arten so verschiedenen Formen stellen nach PRENANT nur die aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien desselben Gebildes dar.

Bereits die frühesten Generationen der Samenzellen stehen mit großen Nährzellen (Basalzellen PLATNERS, Ammen ZIMMERMANNS, Ovules mâles von DUVAL, Cellules blastophorales BLOOMFIELDS) in Verbindung (Fig. 1, Taf. 35). Im einfachsten Falle sitzen die Spermatogonien mit breiter Basis der Nährzelle auf. Häufiger aber sieht man, daß sich die Spermatogonien in die Länge gestreckt haben und mit einem Halse oder einer Nase in das Protoplasma der Nährzelle eintauchen (Fig. 2, Taf. 35). Dieses Längenwachstum ist insofern vorteilhaft, als die einzelnen Zellen weniger Raum beanspruchen (ZIMMERMANN) und sich daher deren viele um eine Nährzelle anordnen können. Merkwürdig ist die Erscheinung, daß alle Samenzellen, welche um eine Nährzelle gruppiert sind, jeweils demselben Stadium angehören und auch fernerhin die gleichen Umwandlungen durchmachen. PLATNER bezeichnet die Spermatogonien nach dem Auftreten einer Basalzelle als Spermatocyten. „Ein anderer Unterschied aber als der durch diese allgemeine Anordnung bedingte existiert zwischen beiden Zellgattungen nicht.“ Das Beisammenliegen vieler gleichartiger Zellen kommt dem Studium sehr zugute, da durch vergleichende Betrachtungen Irrtümer bezüglich des Aufbaues der Zellen vermieden werden. — Das Protoplasma der Nährzelle ist von hyaliner Beschaffenheit; öfter wird es jedoch von zarten Strängen durchsetzt, die sich sehr fein gegen das übrige Gewebe abheben. Mitunter findet man in dem Protoplasma verteilt zahlreiche verschieden große Kugeln von gelbbrauner Farbe, sogenannte Dotterkugeln (Fig. 2, Taf. 35). Dieselben Gebilde hat auch PROWAZEK als „verschieden gestaltete Körnchen von gelblicher Nuance“ beobachtet. Der Kern der Nährzelle besitzt eine eiförmige, spindelartige oder annähernd kugelige Gestalt und ist ca. 20 μ lang und 18 μ breit. Man sieht darin unzählige Chromatinbrocken, dazwischen 1 oder mehrere Kernkörperchen und eine scharf konturierte Kernmembran. Er ist also ein sogenannter hyperchromatischer Kern.

Durch ihren riesigen, stark granulierten Kern unterscheiden sich die Nährzellen sofort von den ähnlich gebauten, aber viel

kleineren Wandzellen (Fig. 1, 2, Taf. 35). Letztere haben einen ovalen, chromatinreichen, ca. 7 μ langen und 2,5 μ breiten Kern. Im Gegensatz zur Nährzelle besitzt der Kern der Wandzelle kein Kernkörperchen, auch sind die Chromatinbrocken nicht so reichlich vertreten und daher mehr verteilt. Die Wandzellen liegen stets der Wand des Acinus an, die Nährzellen können eine gleiche oder auch eine mehr zentrale Lage einnehmen. Ich finde daher die Bezeichnung PLATNERS „Basalzelle“ nicht angebracht und ziehe den Namen „Nährzelle“ vor.

Nach PETER hat die chromatische Substanz im Kern der Nährzelle die Aufgabe, die Nährstoffe zu verarbeiten und assimilationsfähig den Samenzellen zu übermitteln. Je feiner nun das Chromatin verteilt ist, desto größer wird die wirkende Oberfläche und somit die Tätigkeit der Nährzelle sein. Meiner Ansicht nach werden die überschüssigen Nährstoffe als Dotterkugeln im Protoplasma aufgespeichert, um nötigenfalls zur Ernährung der Samenzellen zu dienen.

PLATNER läßt die Basalzellen frühzeitig aus der Alveolenwand anliegenden Zellen, Spermatogonien ihrer Form nach, hervorgehen. Auch PROWAZEK betrachtet die Basalzellen als Geschlechtszellen, die infolge einer Arbeitsteilung die Rolle der Ernährung übernommen haben. Ich kann mich den Ausführungen dieser Autoren nicht anschließen, vielmehr stimme ich mit KORSCHELT und HEIDER überein, wonach die Nährzellen durch Vergrößerung einzelner Wandzellen entstehen. Ursprünglich liegen ja auch die Nährzellen der Wand des Acinus an, desgleichen zeigen ihre Kerne annähernd denselben Aufbau und dieselbe intensive Färbbarkeit wie die Kerne der Wandzellen [1]).

Je mehr sich nun die Samenzellen entwickeln, desto mehr schwindet die Nährzelle. Die chromatische Substanz nimmt ab und verliert stark an Färbbarkeit. Nur die Nucleoli erhalten sich noch einige Zeit, wie PLATNER bei Arion beobachtet hat. Nach BLOOMFIELD degenerieren und verschwinden die „blastophoral cells“ höchstwahrscheinlich, nachdem sie ihre Rolle in der Unterstützung und Ernährung der jungen Spermatozoen ausgespielt haben.

---

1) KEFERSTEIN (1862—1866) läßt die samenbildenden Zellen aus der Nährzelle, „zentrale Mutterzelle“ hervorgehen. In den Tochterzellen bildet sich allem Anschein nach jedesmal ein neuer Kern, während der Kern der Mutterzelle keine Veränderungen einging. Ebenso entwickeln sich DUVALS Spermatoblasten aus den „ovules mâles“, und zwar durch endogene Kernbildung.

Allmählich wachsen die Spermatogonien heran und nehmen eine ovale, keulen- oder birnförmige Gestalt an. Gleichzeitig vergrößert sich der Kern. Das Chromatin breitet sich aus. Die ursprünglich vorhanden gewesenen Chromatinklümpchen sind verschwunden, dafür sieht man in dem Kern ein chromatisches Netzwerk oder Fadenwerk auftreten (Fig. 2—4, Taf. 35). Die einzelnen Fäden bestehen aus hintereinander gelagerten winzigen Körnchen, die oft stärkere Chromatinanhäufungen bilden. Der Kern bekommt dadurch ein Aussehen, wie wenn er mit Ruß bestreut worden wäre. Zentral oder mehr nach der Peripherie zu gelegen findet man ein Kernkörperchen, manchmal sind deren zwei vorhanden. Mitunter ist die äußere Schicht des Nucleolus intensiver gefärbt als die innere.

Die Kernfäden verdicken und verdichten sich nun und bilden dadurch einen dichten Knäuel von ungefähr halbmondförmiger Gestalt, welcher nur den unteren basalen Teil der Kernhöhle ausfüllt (Fig. 5, Taf. 35). Das Protoplasma ist stark konzentriert und umgibt den Kern wie ein schmaler Saum. Dieses Stadium, in welchem die Kernsubstanz eine mehr oder weniger stark einseitige Kontraktion aufweist, bezeichnet man als „Synapsis". Allmählich lockert sich der Knäuel auf und breitet sich über den größten Teil der Kernhöhle aus; nur an der der Basis entgegengesetzten Seite bleibt noch eine schmale Zone im Kernraum frei (Fig. 6, Taf. 35). Schließlich zerfällt der Knäuel in verschieden große Bogenstücke (Fig. 7, 8, Taf. 35). Der Rest des Knäuels, der, wie in Fig. 7 (Taf. 35) deutlich zu sehen ist, in Gestalt einer mehrfach gewundenen Schleife den Kernraum durchsetzt, spaltet sich in 2 abnorm große Fadenstücke (Fig. 8, Taf. 35). Wir werden finden, daß sich das Schicksal dieser beiden großen Chromosomen durch sämtliche Teilungen hindurch genau verfolgen läßt.

Die oben erwähnten Bogenstücke, zuletzt auch die beiden großen Fäden, verkürzen sich nun durch Konzentration des Chromatins. Es entstehen auf diese Weise verdickte, sanft gebogene oder hakenförmige Elemente. Durch fortschreitende Verdichtung bilden sich schließlich die fertigen Chromosomen als ovale, stäbchenförmige oder mehr rundliche kompakte Körper (Fig. 9—11, Taf. 35). Währenddessen verschwindet auch die Kernmembran. Die beiden großen Fadenstücke haben sich gleichfalls in dicke, wellig verlaufende Bögen umgewandelt (Fig. 9, 10, Taf. 35). Aus diesen gehen dann mehr oder weniger scharf gebogene Winkel hervor, welche Aehnlichkeit mit dem Buchstaben V haben (Fig. 11,

Taf. 35). Im Gegensatz zu den übrigen Chromosomen bilden die beiden großen Chromosomen aber keine so stark verkürzten Körper, sondern sie behalten noch einigermaßen ihre frühere Bogenform bei. Daß die Ausbildung der Chromosomen keine gleichzeitige ist, sehen wir in den Fig. 9 und 10, wo neben fertigen Chromosomen noch verdickte Bogenstücke liegen. Am spätesten aber erreichen die beiden großen Chromosomen ihre Vollendung; sie hinken gewissermaßen nach.

Aehnliche Stadien der Prophasen der Spermatogonienteilung hat Dublin bei Pedicellina beobachtet. Nur fehlen hier die beiden großen Chromosomen, und ist die Entwickelung der Chromosomen eine gleichzeitige. Man findet daher auf dem einen Stadium, welches Fig. 9 (Taf. 35) entsprechen dürfte, nur verdickte, sanft gebogene, haken-, bezw. winkelförmige Elemente. Auf einer weiteren Phase bilden sich dann kurze gedrungene, mehr oder weniger ovale Stäbchen, ähnlich wie in Fig. 11 (Taf. 35). Dublin rechnet nun das erste Stadium zu einer früheren, das zweite zu einer späteren (letzten) Spermatogonienteilung. Auf Grund meiner Untersuchungen bei Helix nemoralis neige ich mehr zu der Ansicht, daß es sich auch bei Pedicellina nur um aufeinanderfolgende Stadien ein und derselben Teilung handeln dürfte. Gerade die ungleichmäßige Entwickelung der Chromosomen bei Helix nemoralis läßt die Uebergänge deutlich erkennen.

In den Prophasen der Teilung liegen die beiden großen Chromosomen nahe der Kernmembran einander gegenüber. Auf diesen Stadien läßt sich auch die Zahl der Chromosomen sicher feststellen, da eine Verklumpung der Chromosomen bei Helix nicht stattfindet. Im günstigsten Falle konnte ich 48 Chromosomen, darunter 2 große zählen (Fig. 11, Taf. 35). Zahlen wie 45, 42 und 40 waren nichts Seltenes. Man muß jedoch hierbei bedenken, daß bei der großen Zahl von Chromosomen öfter Teile abgeschnitten werden. Ein Aufsuchen der etwa fehlenden Chromosomen auf den folgenden Schnitten ist bei der Kleinheit der Elemente fast unmöglich und höchst unsicher. Auf der Aequatorialplatte, von der Aequatorialseite aus gesehen, liegen die Chromosomen sehr dicht zusammen und erschweren dadurch die Zählung. Fig. 12 (Taf. 35) zeigt eine Aequatorialplatte von der Polseite aus gesehen mit 44 Chromosomen; die beiden großen Chromosomen liegen im Gegensatz zu den bisherigen Phasen an einer Seite nahe beisammen.

Bevor ich nun die weiteren Teilungsvorgänge der Spermato-

gonien bespreche, wollte ich noch einmal auf das Verhalten des Nebenkerns zurückkommen, den wir bereits in den jüngsten Spermatogonien haben auftreten sehen. Fast immer findet sich der Nebenkern an der der Basis zugekehrten Seite der Spermatogonie. Je mehr sich nun die Spermatogonien den Metaphasen ihrer Teilung nähern, desto mehr schwindet der Nebenkern. Er nimmt zuerst ein trübes Aussehen an, der deutliche Kontur verliert sich. Gleichzeitig faltet sich die Rindenschicht nach innen, wodurch der Nebenkern die Gestalt eines Sternes enthält. Derselbe besteht meistens aus 6 Zacken, von denen jeder ein sichelförmig gebogenes, intensiv gefärbtes Stäbchen gleichsam als Achse einschließt (Fig. 3, Taf. 35). Bisweilen sind in einem Zacken 2, aber entsprechend kleinere, hinter- oder nebeneinander gelegene Stäbchen nachzuweisen. Die Substanz des Nebenkerns löst sich immer mehr auf, so daß die Stäbchen schließlich frei werden (Fig. 4, Taf. 35). Man findet die Stäbchen dann radienartig um ein Zentrum angeordnet, in dem man günstigenfalls ein rundes, intensiv gefärbtes Körperchen erkennen kann. Dieses Gebilde, welches als Centrosom bezeichnet werden muß, ist von einem hellen Hofe umgeben, liegt aber in einer tieferen Ebene als die Stäbchen. Der helle Hof ist charakteristisch für das Zentrosom und unterscheidet dasselbe gegenüber ähnlichen, im Protoplasma vorkommenden, gefärbten Körnchen. Nachdem wir uns so von dem Auftreten eines Centrosoms im Nebenkern überzeugt haben, sind wir in der Lage, den Nebenkern der Autoren als Sphäre bezw. Idiozom (Meves) zu bezeichnen.

Auch Korschelt und Heider schlagen vor, diejenigen Nebenkerne, welche eigentümliche stäbchenartige Körper in sich beherbergen und besonders bei den Gastropoden vorkommen, mehr oder weniger mit dem Centrosom in Berührung zu bringen und den als „Sphären“ bezeichneten Gebilden beizufügen. Ebenfalls von einem Idiozom sprechen Prowazek und Ancel. Nach Platner wird das Centrosom durch die Windungen des Nebenkerns verdeckt und erst beim Zerfall desselben frei. Dieser Beobachtung Platners muß ich mich anschließen. Dadurch wird es auch erklärlich, daß im intakten Nebenkern bezw. Idiozom von Helix höchst selten ein Centrosom zu entdecken ist. Zuweilen hat Platner zwischen den anfangs regellos verteilten Stäbchen des Nebenkerns 2 Centrosomen beobachtet. Desgleichen lassen auch Murray und Prowazek 2 Centrosomen auftreten. Abweichend von den eben genannten Autoren konnte ich sowohl innerhalb des zerfallenden Idiozoms, als auch nach Schwund der Stäbchen jedesmal nur ein Centrosom nachweisen. Die Zahl der Stäbchen, in welche das Idiozom zerfällt, beträgt gewöhnlich 6—8, manchmal auch mehr, und unterliegt daher

kleinen Schwankungen. Nach PLATNER zerfällt der Nebenkern in eine bestimmte Anzahl von Stäbchen — bei Helix pomatia 6, bei Limax agrestis 4. — Diese Stäbchen sollen sich durch Längsspaltung verdoppeln und dann in zwei Gruppen um je ein Centrosom ordnen. Diese Stäbchengruppen rücken nun an der Kernmembran entlang, wobei sich zwischen ihnen eine Brücke dunkel gefärbter Substanz ausspannt. Letztere entstammt nach PLATNER ebenfalls dem Nebenkern und wird später zur Spindel. Die beiden Spindelpole werden infolgedessen gebildet durch die beiden Stäbchengruppen, Hauptstrahlen genannt, sowie durch die Centrosomen und Cytoplasmastrahlen. Die Zahl der Polhauptstrahlen soll nun der Hälfte der Chromosomen entsprechen. „Es liegt also hier ein feststehendes Verhältnis vor, ein gesetzlicher Zusammenhang.“ Ebenso wie PLATNER hat auch MURRAY einen Zerfall des Nebenkerns in zwei Gruppen von Stäbchen beschrieben; nur ist die Zahl der Stäbchen nicht konstant. HERMANN dagegen gelangte zu dem Resultat, daß der Nebenkern aus einer bestimmten Anzahl regellos gelagerter Stäbchen „Archoplasmaschleifen“ besteht, und zwar beläuft sich deren Zahl meistens auf 12.

Zufolge meiner Untersuchungen muß ich sagen, daß die Zahl der Idiozom- bezw. Nebenkernstäbchen nicht nur bei Helix nemoralis und Helix hortensis, sondern auch bei Helix pomatia nicht konstant ist; mit dieser Ansicht stehe ich im Gegensatz zu PLATNER und HERMANN, in Uebereinstimmung aber mit ANCEL und MURRAY. Bis auf das Centrosom, welches die Zentralkörperchen liefert, zerfällt das Idiozom vollständig während der Prophasen der Teilung. Ich kann daher weder PLATNER noch AUERBACH beistimmen, welche die achromatische Spindelfigur fast vollständig aus dem Nebenkern hervorgehen lassen, noch ZIMMERMANN, der zu dem Schluß gekommen ist, daß sich der Nebenkern in die Strahlenfigur umwandelt. Nichtsdestoweniger muß ich mich auch gegen die Erklärung von BOLLES LEE und ANCEL aussprechen, daß der Nebenkern bezw. das Idiozom während der Mitose völlig verschwindet und daher überhaupt keine Rolle bei der Bildung der achromatischen Spindel spielt.

Was die Entstehung des Idiozoms anbetrifft, so konnte ich etwaige Anhaltspunkte dafür nicht auffinden. Meist trifft man das intakte oder zerfallene Idiozom an. Selbst in den jüngsten Spermatogonien ist das Idiozom bereits vollständig entwickelt. PLATNER läßt den Nebenkern in den Spermatogonien und Spermatocyten aus dem achromatischen Kernknäuel hervorgehen. Desgleichen leitet BOLLES LEE die Abstammung des Nebenkerns vom Kern ab. Nach PRENANT wandeln sich die Spindelspuren in sogenannte Cytomikrosomen, kurze, gewundene Stäbchen um, die dann den Nebenkern zusammensetzen. AUERBACH und ANCEL schreiben dem Nebenkern bezw. Idiozom einen cytoplasmatischen Ursprung zu.

Um nun auf die Teilung der Spermatogonien, welche wir zuletzt im Stadium der Aequatorialplatte von der Polseite aus betrachtet haben, zurückzukommen, so stellen die Spindeln kleine, zierliche Gebilde dar mit winzigen, distinkt gefärbten Zentralkörpern an ihren Polen. Einen Hof und eine Strahlung um die Zentralkörper konnte ich nicht wahrnehmen (Fig. 13, Taf. 35). Bolles Lee erkennt die Centrosomen der Autoren nicht an; er bezeichnet sie als „corpuscules sidérophiles", welche durchaus keine Bedeutung haben. In Erwiderung hierauf teilt vom Rath mit, daß die Sexualzellen von Helix pomatia sowohl während der Mitose als auch während der Zellruhe echte Zentralkörper haben. Die „corpuscules sidérophiles" sind wahrscheinlich nichts anderes als ausgetretene Nukleolarsubstanz und von den Zentralkörpern völlig unabhängig und verschiedenartig.

Deutlich sieht man in den Spindeln die Zugfasern, welche zu den Chromosomen führen. Die Chromosomen selbst sind in der Aequatorialplatte bei Seitenansicht so dicht gestellt, daß es schwierig ist, die Zahlenverhältnisse festzustellen. Am äußersten Rande der Aequatorialplatte befinden sich die beiden großen Chromosomen, die die Gestalt eines Hufeisens (Fig. 13, Taf. 35) oder die des Buchstabens V aufweisen (Fig. 14, Taf. 35). Sie sind durch einen kleinen Zwischenraum voneinander getrennt; ihre Einstellung in die Aequatorialplatte ist ganz verschieden und erfolgt ohne bestimmte Regel. In Fig. 13 (Taf. 35) ist der Scheitel des einen Chromosoms gegen den Aequator, der des anderen gegen die Spindelachse gerichtet. In Fig. 14 (Taf. 35) zeigen die Schenkelenden des einen Chromosoms nach dem unteren, die des anderen nach dem oberen Spindelpol. Die beiden großen Chromosomen teilen sich der Länge nach, bei den kleineren jedoch ist es nicht deutlich zu erkennen, ob sie sich in der Längs- oder Querrichtung teilen. Fig. 15 (Taf. 35) zeigt eine Spermatogonie nach der Teilung, wobei die Tochterchromosomen in die Nähe des Pols gerückt sind. Besonders klar sieht man auch die beiden großen Tochterchromosomen mit ihren Verbindungsfasern; sie haben sich später geteilt und sind daher noch nicht so weit vom Aequator entfernt wie die übrigen Chromosomen. In Fig. 16 (Taf. 35) haben sich nun die Chromosomen zur Bildung der Tochterplatten zusammengedrängt. Die beiden großen Chromosomen sind nach einer Seite der Tochterplatte verlagert und ragen aus der Tochterplatte hervor; die entsprechenden Chromosomen jeder Tochterplatte liegen einander gegenüber.

Im Anschluß an die Kernteilung tritt eine Durchschnürung des Protoplasmas ein. Die Spermatogonien vermehren sich durch fortgesetzte Teilungen, wobei auf jede Teilung ein vollständiges Ruhestadium folgt. Aus der letzten Spermatogonienteilung gehen die Spermatocyten hervor.

Als Ueberrest der Spindel findet man in den Spermatogonien und Spermatocyten den sogenannten Spindelrestkörper. Derselbe liegt unterhalb des Idiozoms in dem zugespitzten Teil der Zellbasis und stellt ein amorphes, trübes, dichtmaschiges Gebilde dar, welches durch feine Stränge mit dem Protoplasma in Verbindung steht (Fig. 17, Taf. 35). Dieser Spindelrestkörper erhält sich durch mehrere Teilungen hindurch. Bleiben nun mehrere Zellgenerationen durch die Spindelreste verbunden, so kommt es nach Bolles Lee zur Ausbildung der Zellkoppeln Zimmermanns. Nach Zimmermann vereinigen die Zellkoppeln die Zellen ein und derselben Gruppe (Familie) (Fig. 18, Taf. 35). Die Bildung der Zellkoppeln hängt von gewissen Bedingungen ab, wie Bolles Lee mit folgenden Worten sagt: „Toute série de cinèses se succédant à angle droit dans des cellules à fuseau persistant doit donner lieu à la formation d'une chaîne de ponts fusoriaux.“ Bolles Lee läßt den Spindelrestkörper aus dem äquatorialen Teil der Kernspindel hervorgehen, wobei es zum Auftreten einer Spindelplatte „plaque fusoriale“ kommt. Die Spindelplatte besteht aus einer kleinen Anzahl von Mikrosomen und ist in der Mitte von einem Kanal ausgehöhlt. Letzterer soll nach Bolles Lee die Reste eines Achsenkanals darstellen, der ehemals die Spindel von einem Pol bis zum andern durchzog. Platner bezeichnet den Spindelrestkörper als „fraglicher Körper“, der auch bei gewissen Lepidopteren auftritt und in einem Hohlraum des Protoplasmas liegt. Ebenso ist bei Bolles Lee der Spindelrestkörper fast immer von einem hellen Hofe (Vakuole) umgeben. Diese Vakuole dient als Unterscheidungsmerkmal zwischen Nebenkern und äquatorialem Spindelrest. „Le moignon fusorial possède presque toujours cette vacuole environnante, le Nebenkern jamais.“ Auch Prowazek sah in dem Spindelrestkörper zuweilen Vakuolensysteme auftreten. Ich jedenfalls konnte einen deutlich ausgeprägten Hof um den Spindelrestkörper nicht nachweisen; wohl aber nimmt manchmal das angrenzende Protoplasma eine lockere Fügung und dadurch ein helles Aussehen an. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß in den Spermatogonien und Spermatocyten der Spindelrestkörper aus dem äquatorialen Spindelteil hervorgeht. Der Spindel-

restkörper wäre somit homolog dem später zu besprechenden Nebenkern der Spermatiden.

In dem Protoplasma der Samenzellen findet man öfter kleine gebogene, etwas matt gefärbte Stäbchen, die sogenannten Mitochondrien. Dieselben sind manchmal in großer Zahl vorhanden und laufen mit der Kernmembran oder mit der Spindel parallel (Fig. 30, 31 [Taf. 36], 44 [Taf. 37], Textfig. 15). Prowazek hat die Mitochondrien in den Spermatogonien von Helix pomatia beobachtet und gefunden, daß sie sich zu mannigfach geschlungenen Fäden aggregieren. Nach Meves stellen die Mitochondrien in den Spermatogonien von Paludina vivipara kleine Körnchen dar, die später den Nebenkern der Spermatiden liefern. Letztere Ansicht kann ich nicht bestätigen, da ich den Nebenkern von dem äquatorialen Spindelrest ableite. Meiner Meinung nach bedeuten die Mitochondrien nichts weiter als die zerfallenen Idiozomstäbchen. Die Lebensdauer der Mitochondrien ist eine ganz verschiedene. Manchmal sind die Mitochondrien nicht einmal in den Spermatogonien mehr nachzuweisen, in anderen Fällen wieder sind sie selbst noch in den Spermatiden reichlich vorhanden. Es scheinen hier gewisse nicht näher zu ergründende Umstände mitzusprechen. Merkwürdig ist die erwähnte Erscheinung, daß die Mitochondrien recht häufig eine Anordnung in bestimmter Richtung zeigen. Ich erachte es nicht für wahrscheinlich, daß ein bestimmter Teil der Spermatiden aus den Mitochondrien hervorgeht, vielmehr scheinen sie sich früher oder später im Protoplasma aufzulösen.

Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen bei Helix hortensis.

Ebenso wie bei Helix nemoralis sind auch bei Helix hortensis die beiden großen hufeisenförmigen Chromosomen vertreten. Die Zahl der Chromosomen beträgt gleichfalls 48, wie Textfig. 1 deutlich zu erkennen gibt. Die Chromosomen haben eine ovale oder mehr stäbchenartige Gestalt. Daneben findet man in den Prophasen der Teilung gebogene oder hakenförmige Chromosomen, welche noch auf einer früheren Entwickelungsstufe stehen und ihren Ursprung aus Bogenstücken erkennen lassen. Beim Eintritt in die Aequatorialplatte der Spindel aber nehmen die kleinen Chromosomen sämtlich eine ovale oder stäbchenartige gestreckte Gestalt an. Die Chromosomen sind wie bei Helix nemoralis von verschiedener Größe und zeigen eine ungleichmäßige Entwickelung. Die Teilung der großen

Chromosomen geschieht höchst wahrscheinlich durch Längsspaltung, da aus einem Winkel 2 Winkel entstehen; ich möchte auch bei den kleinen Chromosomen eine Längsspaltung annehmen, obgleich man bei der rundlichen Gestalt derselben darüber nichts Sicheres

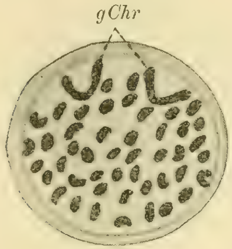


Fig. 1.

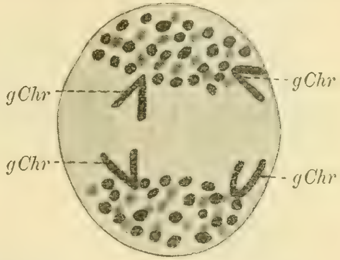


Fig. 2.

Fig. 1 und 2. Helix hortensis.

Fig. 1. Chromosomen einer Spermatogonie vor dem Eintritt in die Aequatorialplatte der Spindel.

Fig. 2. Spermatogonie im Diasterstadium.

sagen kann. Textfig. 2 stellt einen Diaster mit den beiden großen Chromosomen dar, die infolge ihrer zuletzt erfolgten Teilung aus der sich bildenden Tochterplatte weit hervorragen. Die Chromosomen scheinen bei Helix hortensis etwas kleiner zu sein als bei Helix nemoralis, doch sind die Größenunterschiede nur sehr geringe.

Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen bei Helix pomatia.

Was die Chromosomen bei Helix pomatia anbelangt, so treten die beiden großen Chromosomen als solche nicht hervor. Wohl aber sind die einzelnen Chromosomen unter sich verschieden groß und haben fast immer eine hufeisen- oder bogenförmige Gestalt. Die kompakten, ovalen oder stäbchenartigen Chromosomen, wie sie bei Helix nemoralis und Helix hortensis fast durchweg in den Spindeln angetroffen werden, fehlen hier gänzlich. Es ist somit der Schluß berechtigt, daß die fertigen Chromosomen in den Spermatogonien von Helix pomatia auf einer früheren Entwickelungsstufe stehen bleiben, und daß infolgedessen die Ausbildung der Chromosomen hier relativ schneller vor sich gehen muß.

Die Chromosomen entwickeln sich aus 48 verschieden großen Bogenstücken, wie wir diesen Vorgang bereits bei den oben genannten beiden Arten kennen gelernt haben.

Abweichend hierzu verhalten sich die Befunde von Bolles Lee und Prowazek. Der erstere Autor läßt zuweilen im ruhenden Kern 24 Schleifen auftreten (Textfig. 3 a). Diese spalten sich der Länge nach — Stadium des segmentierten Knäuels — (Textfig. 3 b). Die 48 Schwesterschleifen zerstreuen sich im Kern — phase de l'epar-

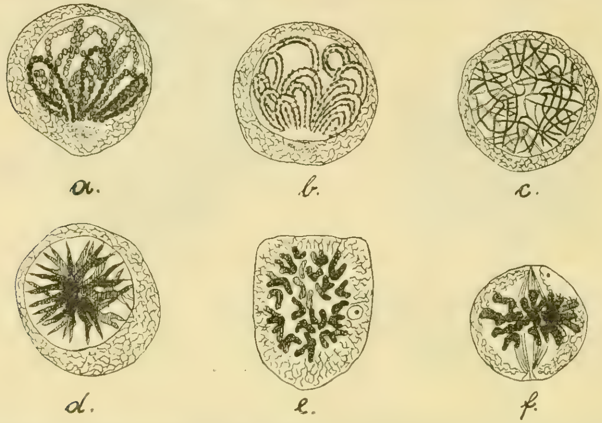


Fig. 3 a—f. Erste Teilungsstadien der Spermatogonien an Helix pomatia nach Bolles Lee.

pillement — (Textfig. 3 c). Darauf vereinigen sich die Schleifen zu zweien und ordnen sich gleichzeitig zu einer Sternfigur an (Textfig. 3 d). Durch Verdickung entstehen 24 Chromosomen (Textfig. 3 e), deren Gestalt ich oben beschrieben habe. Textfig. 3 f zeigt nun die in die Aequatorialplatte eingestellten Chromosomen.

Nach Prowazek erscheinen zuerst in den Spermatogonien 12 Schleifen, die sich dann durch Längsspaltung in 24 Elemente verdoppeln.

Eine Längsspaltung der Segmente oder Bogenstücke habe ich nie wahrgenommen. Auch was die Zahl der Chromosomen anbetrifft, so konnte ich auf verschiedenen Aequatorialplatten 48 Elemente nachweisen. Ebensowenig wie ich daher die Beobachtungen von Bolles Lee und Prowazek zu bestätigen vermag, ebensowenig kann ich auch die von anderen Autoren, Platner, vom Rath, Godlewski ermittelte Normalzahl der Chromosomen, nämlich 24, anerkennen. Dagegen spricht Ancel in Uebereinstimmung mit meiner Zählung von 48 Chromosomen. Murray hat in den Spermatogonien 48 Paare von Schwesterchromosomen gefunden. Allem Anschein nach hat Murray die hufeisenförmigen Chromosomen als Doppel- oder Schwesterchromosomen aufgefaßt.

Textfig. 4 zeigt eine Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte von der Aequatorialseite aus gesehen mit schön ausgebildeten, hufeisen- bezw. bogenförmigen Chromosomen. Die Chromosomen teilen sich nun nicht durch einfache transversale

Durchschnürung, vielmehr findet eine Längsspaltung statt, wie wir bereits bei den beiden großen Chromosomen von Helix nemoralis und Helix hortensis konstatiert haben. Daß eine Längsspaltung



Fig. 4.

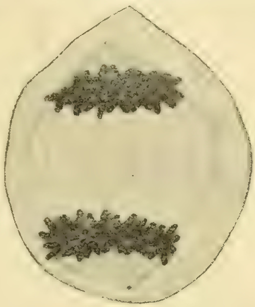


Fig. 5.

Fig. 4 und 5. Helix pomatia.
Fig. 4. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte, von der Seite gesehen.
Fig. 5. Spermatogonie im Diasterstadium.

der Chromosomen bei Helix pomatia wirklich stattfindet, wird durch das Diasterstadium in Textfig. 5 bewiesen. In derselben Figur erkennt man deutlich die Zentralkörper, die davon ausgehenden Zugfasern und zwischen den bereits auseinandergewichenen Tochterchromosomen die verbindenden Verbindungsfasern.

Die Reifungsteilungen.

Knäuelstadium und Tetradenbildung bei Helix nemoralis.

Die jungen Spermatocyten erster Ordnung wachsen nun zu ihrer definitiven Größe heran; letztere weicht allerdings nur wenig von derjenigen der Spermatogonien ab.

Im ruhenden Kern ist das Chromatin in feinste Körnchen verteilt, die öfter zu größeren Herden zusammenfließen. Auf einem folgenden Stadium sind die feinsten Körnchen bereits in Abnahme begriffen, dafür ist der Kernraum von vielen kleinen Chromatinkugeln, Mikrosomen, erfüllt. Außer den Mikrosomen sieht man in Fig. 19 noch ein Kernkörperchen, dicht am Kern anliegend das Idiozom und im unteren zugespitzten Teil der Basis den Spindelrestkörper. Die Mikrosomen legen sich nun perlschnurartig aneinander und bilden einen Knäuel. Dieser lockert sich allmählich

auf (Fig. 20) und zerfällt in zahlreiche verschieden große Segmente. Fig. 21 zeigt Bogenstücke von schleifenförmiger oder auch mehr bogenartiger Gestalt. Besonders aber fallen zwei große gewundene

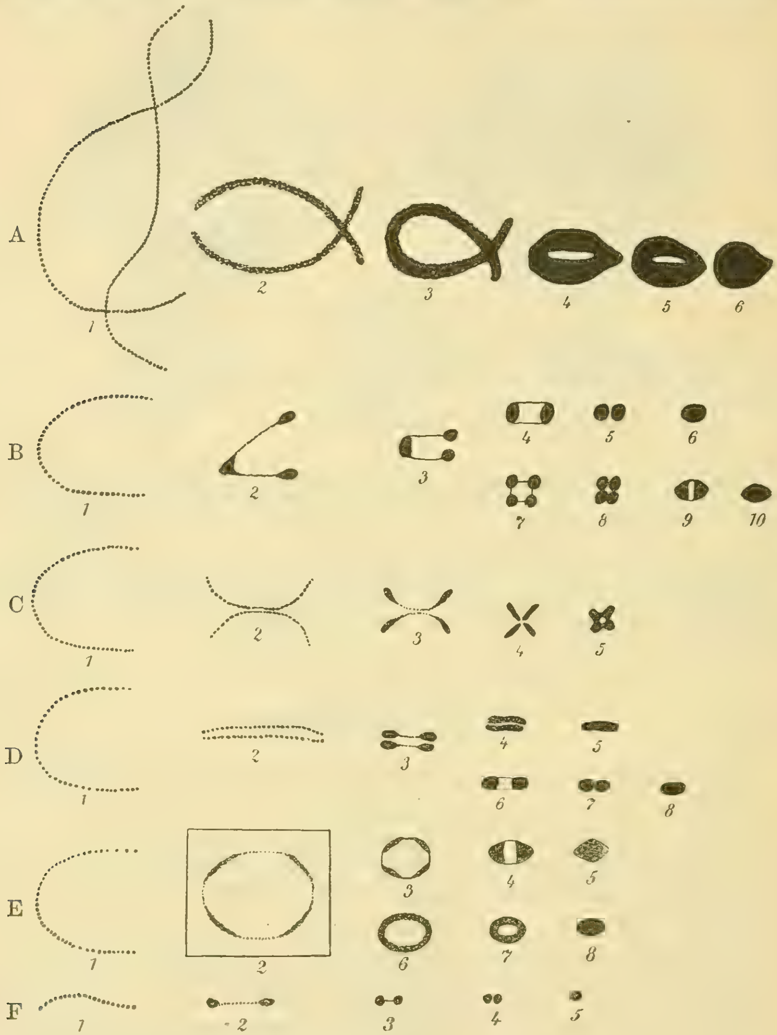


Fig. 6 A—F. Vierergruppen bei Helix nemoralis (schematisiert).

Fäden auf, welche den Rest des Knäuels darstellen. In dieser Figur beträgt die Zahl der Segmente ungefähr 24; zum Zustandekommen der 24 Vierergruppen müssen aber deren 25 vorhanden sein, da die beiden großen Fäden zusammen nur eine Vierergruppe

bilden. Bei der großen Zahl der Chromosomen ist es jedoch leicht möglich, daß einzelne Elemente auf dem Schnitt nicht getroffen sind, so daß man oft nur eine geringere Zahl bemerkt.

Wir kommen nun zu dem wichtigen Stadium, in welchem die Vierergruppen oder Tetraden gebildet werden, oder welches, sofern solche nicht auftreten, der Zeit der Bildung derselben entspricht. Zunächst muß ich hervorheben, daß ich eine Längsspaltung der Fäden in keinem Falle beobachten konnte. Infolgedessen geht die Bildung der Vierergruppen nicht nach dem gewöhnlichem Schema vor sich, sondern in einer etwas abweichenden Art. Die Vorgänge bieten nicht immer das gleiche Bild, und wir müssen also verschiedene Typen unterscheiden, welche in dem Schema Textfigur 6 zusammengestellt sind. Wir betrachten zuerst das Verhalten der großen Chromosomen, da dieses am leichtesten und sichersten zu verfolgen ist.

Typus A zeigt die allmähliche Umwandlung der beiden großen Chromosomen in eine Vierergruppe bezw. in ein Gebilde, welches einer Vierergruppe entspricht. In Phase 1 findet man die beiden großen gewundenen Fäden übereinanderliegend, und zwar so, daß sie sich zweimal kreuzen. Die beiden Fäden nehmen nun an Länge ab, indem sich das Chromatin gleichmäßig verdichtet; die verkürzten Fadenenden kommen zuerst auf der einen Seite zur Verbindung (Phase 3), dann auch auf der anderen Seite (Phase 4). Der Zwischenraum zwischen den beiden Chromosomen ist nun auf einen schmalen Spalt beschränkt. Es hat sich eine polygonale Figur gebildet, deren zugespitzter und rechts gelegener Teil die reduzierten und verschmolzenen freien Fadenenden der Phase 3 enthält. Schließlich verlieren sich die scharfen Ecken, und aus der polygonalen Figur entsteht ein mandelförmiger Chromatinkörper, der einen engen und kurzen, zentralen Spalt besitzt (Phase 5), allmählich aber in einen kompakten Chromatinklumpen übergeht (Phase 6). Dieser Chromatinklumpen stellt also die fertige große Vierergruppe dar; dieselbe ist von abnormer Größe und Gestalt und sticht dadurch gleich gegen die übrigen Vierergruppen ab. Die Entwickelung der großen Tetrade aus den beiden Fadenstücken läßt sich deutlich in den Fig. 21—25 (Taf. 36) und Textfig. 7—9 verfolgen.

Die kleinen Vierergruppen, mit Ausnahme des Typus F, dessen Vorkommen ungewiß ist, haben einen Bogen als Ausgangsform, der allem Anschein nach zwei Segmenten entspricht.

Im einfachsten Falle, Typus B, geht aus dem Bogen ein

Winkel hervor. Dabei zieht sich das Chromatin am Scheitel des Bogens zusammen. Durch diese Chromatinkontraktion werden die Schenkel wesentlich verkürzt und ihre Enden gleichzeitig einander genähert, der Scheitel aber wird zugespitzt. Es entsteht so die Gestalt des Winkels (Phase 2). Die Chromatinanhäufung am Scheitel entspricht dem Chromatin der beiden Schenkelenden zusammen und ist daher auch massiger. In Textfig. 10 findet man



Fig. 7.

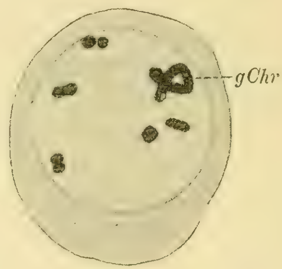


Fig. 8.



Fig. 9.

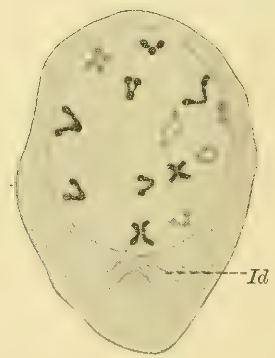


Fig. 10.

diese Winkel mit keulenförmigen oder kugligen Chromatinmassen an den Enden der Schenkel und mit verdicktem Scheitel reichlich vertreten. Durch weitergehende Kontraktion des Chromatins erhalten wir Phase 3. Die schmale Verbindungsbrücke zwischen den Chromatinmassen verliert immer mehr an Chromatin und bleibt schließlich nur als dünner achromatischer Faden erhalten.

Aus Phase 3 können nun zwei Reihen von Entwickelungsstufen hervorgehen. In der oberen Reihe, Phase 4, sind die beiden an den freien Enden gelegenen Chromatinkugeln miteinander verschmolzen. Wir erhalten so eine Figur mit zwei ovalen Chromatin-

körpern, die durch chromatische Fäden verbunden sind. Aus Phase 4 kann nun Phase 5 mit den Doppelkugeln und Phase 6 mit einem einzigen Chromatinklumpen entstehen. Was die untere Reihe anbetrifft, so wird die am Scheitel gelegene Chromatinmasse in zwei Chromatinkugeln geteilt (Phase 7). Es ergibt sich infolgedessen eine typische Vierergruppe mit vier Chromatinkugeln, die durch achromatische Fäden untereinander verbunden sind. Durch Zusammenrücken oder schließlich durch Verschmelzung der Chromatinelemente kommt es zur Bildung der Phase 8—10.

Typus C läßt erkennen, daß sich der Bogen (Phase 1) der Quere nach geteilt hat. Die beiden Teilstücke nehmen wieder eine bogenförmige Gestalt an und legen sich mit der konvexen Seite aneinander. Wir erhalten so die Figur eines liegenden X (Phase 2). Von den freien Enden her kontrahiert sich das Chromatin nach dem Zentrum zu, zwischen sich nur eine schmale, chromatinhaltige Verbindungsbrücke lassend (Phase 3). Durch weitere Zusammenziehung des Chromatins ergibt sich ein liegendes Kreuz mit langen, schmalen (Phase 4) oder verkürzten, dicken Armen und einem zentralen Hohlraum (Phase 5).

Ebenso wie im Typus C teilt sich auch im Typus D der Bogen (Phase 1), aber mit dem Unterschiede, daß sich die Hälften hier parallel nebeneinander legen (Phase 2). Durch Verdichtung des Chromatins von den Enden her erhält man eine Figur, die das Aussehen von 2 Hanteln hat (Phase 3). Die Chromatinanhäufungen können nun zu 2 dicken Stäbchen (Phase 4) und diese wieder zu einem einzigen dicken Stabe (Phase 5) verschmelzen. Oder aber die 4 kolbenförmigen Chromatinanhäufungen der Phase 3 können zu 2 gegenüberliegenden Klumpen verschmelzen (Phase 6). Je mehr sich nun die Klumpen einander nähern, desto mehr verschwinden ihre achromatischen Verbindungsfasern; es entsteht dadurch ein Doppelklumpen (Phase 7) und daraus wieder ein kompaktes länglich-ovales Gebilde (Phase 8).

Im Typus E legen sich die freien Enden des Bogens zu einer geschlossenen Figur zusammen. Durch Kontraktion des Chromatins bildet sich dann Phase 2; diese Figur ist nur hypothetisch, jedoch als wichtiges Bindeglied zwischen den folgenden Stadien unerläßlich. Indem sich das Chromatin immer mehr verdichtet, lassen sich daraus annähernd polygonale Körper mit einer kompakten, wetzsteinförmigen Vierergruppe als Endphase ableiten, wie Phase 3—5 in der oberen Reihe zeigt, oder aber man erhält eine zweite

(untere) Reihe mit elliptischen Gebilden und einer kompakten, ovalen Tetrade im letzten Stadium (Phase 6—8).

Eine Ausnahme von den bisher beschriebenen Typen macht der Typus F, wo ein gebogenes Stäbchen die Ausgangsform der Vierergruppe darstellt. Zwar ist dieser Entwickelungsmodus nicht häufig und daher auch nicht sichergestellt, doch muß er der Vollständigkeit halber erwähnt werden. Das Chromatin verdichtet sich von den beiden Enden des Stäbchens (Phase 1) her, wodurch es zur Bildung einer hantelartigen Figur (Phase 2, 3), einer Weckenform (Phase 4) oder eines mehr oder weniger rundlichen Klumpens (Phase 5) kommt.

Die eben genannten Entwickelungsstadien der kleinen Tetraden findet man in den Fig. 21—26 (Taf. 36) und Textfig. 7—11 mehr oder weniger reichlich vertreten. In günstigen Präparaten



Fig. 11.



Fig. 12.

sieht man die Vierergruppen durch feine achromatische Fäden unter sich verbunden. Hin und wieder erkennt man eine deutliche Verklumpung der Vierergruppen (Textfig. 11), oder eine Auflockerung der Chromatinmasse in Kügelchen. Der ursprünglich glatte Kontur der Tetraden nimmt alsdann ein stachliges Aussehen an (Fig. 24, 26, Taf. 36 und Textfig. 8). Irgendwelche Einwirkungen der Fixierungsflüssigkeit mögen diesen Zustand hervorrufen.

Von Interesse dürfte noch Fig. 24 sein. Hier bemerkt man an der Basis der Zelle, nicht weit von der Kernmembran entfernt, einen dunklen, trüben Körper, das in Auflösung begriffene Idiozom; die Idiozomstäbchen sind bereits verschwunden. In unmittelbarer Nähe befindet sich das dem Idiozom entstammende Centrosom, von einem hellen Hof umgeben.

Was die Zahl der Vierergruppen anbetrifft, so konnte ich auf den Querschnitten bis 20 Elemente nachweisen. Wie wir aber

weiter sehen werden, sind deren 24 vorhanden. Es entspricht daher eine Vierergruppe immer 2 Chromosomen der Spermatogonien. Es findet sich also auch hier das Gesetz bestätigt, daß die Zahl der Vierergruppen die Hälfte der Normalzahl der Chromosomen beträgt. Die Tetraden sind also zweiwertig, jedoch vierteilig. Durch die beiden Reifungsteilungen kommt ein Viertel jeder Vierergruppe in das Spermatozoon. Diese Vierteiligkeit der Tetraden bringen besonders die Phasen 7, 8 des Typus B, die Phasen 3, 4, 5 des Typus C, die Phase 3 des Typus D und die Phase 3 des Typus E zum Ausdruck (Textfig. 6).

Bis jetzt habe ich nur die Befunde beschrieben. Von ihrer theoretischen Verwertung wird an einer späteren Stelle die Rede sein, an welcher die Frage behandelt wird, inwiefern in diesen Vorgängen eine qualitative Reduktion zu sehen ist.

Knäuelstadium und Tetradenbildung bei Helix hortensis.

Bei Helix hortensis ist der Entwickelungsgang der Tetraden derselbe wie bei Helix nemoralis. Textfig. 12 stellt eine Spermatocyte mit Vierergruppen dar. Die beiden großen Fäden, aus denen die große, klumpige Vierergruppe hervorgeht, haben sich bereits verdichtet und zu einer länglichen Schleife zusammengelegt. Die zahlreichen verschieden großen Tetraden sind durch feine, achromatische Fäden verbunden. Im überwiegenden Maße ist hier die Weckenform der Vierergruppen vertreten, doch sieht man auch Vierergruppen, die dem Typus B, C und D des Schemas angehören. Am unteren, der Basis der Zelle zu gerichteten Teil der Kernmembran bemerkt man einen trüben, verwaschen aussehenden Körper, den letzten Ueberrest des zerfallenen Idiozoms; die Stäbchen selbst sind bereits verschwunden, ohne sich erst noch in Mitochondrien aufgeteilt zu haben.

Knäuelstadium und Tetradenbildung bei Helix pomatia.

Bei Helix pomatia zerfällt der Knäuel gleichfalls in verschieden große Segmente von bogen- oder stäbchenförmiger Gestalt (Textfig. 13). Jedoch machen sich die beiden großen Fäden, welche die große Tetrade bei Helix nemoralis und Helix hortensis gebildet haben, nicht bemerkbar. Infolgedessen dürfte sich auch die Zahl der Segmente nicht wie bei den eben genannten Arten

auf 25, sondern nur auf 24 belaufen. Auffällig ist allerdings die Erscheinung, daß bei der so nahe verwandten Helix pomatia die große Vierergruppe nicht hervortritt. Im übrigen aber weicht der Typus und die Entstehungsweise der Vierergruppen in nichts von dem bisher Gesagten ab. Wie wir bereits in unserem Schema dargelegt haben, entwickeln sich die Vierergruppen durch fortgesetzte Verkürzung der Bögen und entsprechende Verdichtung des Chromatins, wobei meistens eine Knickung der Bögen oder ein Zusammenschließen der freien Bogenenden erfolgt. In Textfig. 14 findet man die auf diese Weise gebildeten Vierergruppen wieder. Besonders schön sind hier die winkelförmigen Entwickelungsstadien der Vierergruppen mit kolbenförmigen Enden und verdicktem



Fig. 13.

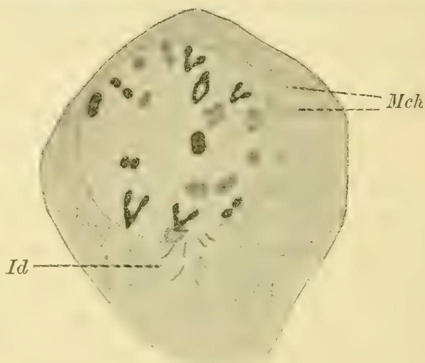


Fig. 14.

Scheitel zu sehen. Auch die übrigen Formen entsprechen den verschiedenen Möglichkeiten, welche durch das Schema der Textfig. 6 dargestellt sind. — Das Idiozom ist bereits in Stäbchen zerfallen; ein Teil dieser Stäbchen scheint sich schon in die Mitochondrien, die mit der Kernmembran parallel verlaufen, aufgeteilt zu haben. Die Zahl der Vierergruppen beträgt ebenso wie bei den beiden vorigen Arten 24.

Interessant ist es, an dieser Stelle die Angaben der verschiedenen Autoren über die Entwickelung und die Zahl der Tetraden bei Helix pomatia zusammenzustellen. Vom Rath nimmt eine Verdoppelung der 24 Chromosomenteile auf 48 an, aus denen durch Zusammenlegen von je 4 Chromosomen 12 Vierergruppen hervorgehen. Aehnlich läßt Prowazek durch Längsspaltung von 24 oft gezackten, unregelmäßigen Chromatininseln 48 Elemente entstehen; diese bilden dann durch fortgesetzte Verdichtung 12 Vierergruppen. Bolles Lee beschreibt in den Spermatocyten das Auftreten von 24, oft schleifenförmig gewundenen Chromatinstückchen;

aus diesen entstehen durch Verkürzung und Verdickung mit nachfolgender Längsspaltung je zwei Schwestersegmente, welche dann 24 Tetraden bilden. Nach ANCEL bilden sich die 24 Vierergruppen auf die Weise, daß 48 sehr dünne Chromatinfäden sich paarweise zusammenlegen, verschmelzen und schließlich verklumpen. VOM RATH und PROWAZEK fassen die Vierergruppen als vierwertige Elemente auf, BOLLES LEE und ANCEL dagegen als zweiwertige. Ich muß mich den Ansichten der letzteren beiden Autoren anschließen, wonach die Vierergruppen zweiwertig sind (d. h. jeweils aus zwei Chromosomen entstanden sind). Hinsichtlich der Entstehungsweise der Vierergruppen kann ich keinem der genannten Autoren völlig zustimmen. Eine Längsspaltung der 24 Chromatininseln, wie PROWAZEK angegeben hat, habe ich nie feststellen können. Ebensowenig kann ich die Befunde von BOLLES LEE anerkennen. Einigermaßen muß ich den Beobachtungen ANCELS Recht geben, insofern als je zwei sehr dünne Chromatinfäden sich zwecks Bildung der Vierergruppe paarweise zusammenlegen, verschmelzen und verklumpen. Jedoch erscheinen keineswegs 48 Fäden, wie ANCEL meint, sondern meistens repräsentieren die Bogenstücke schon je zwei verbundene Fäden (vergl. mein Schema, Textfig. 6).

Erste Reifungsteilung bei Helix nemoralis.

Die Kernmembran der Spermatocyte 1. Ordnung wird nun unsichtbar. Die Vierergruppen machen eine Drehung um 90° und stellen sich alsdann in die Aequatorialplatte der Spindel ein. In geeigneten Fällen kann man die Zentralkörper und die Polstrahlung der Spindel deutlich erkennen. In der Aequatorialplatte, von der Spindelseite aus gesehen, findet man die ausgebildeten Formen der Vierergruppen, wie im Schema angegeben, als mehr oder weniger kompakte, wecken- oder wetzsteinförmige Gebilde wieder. Die große Tetrade liegt recht häufig am äußeren Rande der Aequatorialplatte. In Fig. 27 (Taf. 36) sieht man eine Aequatorialplatte, von der Spindelseite aus gesehen, mit der großen klumpigen Tetrade an der linken äußeren Seite und den sich nach rechts zu daranschließenden viel kleineren Tetraden. Ich konnte hier insgesamt nur 16 Tetraden zählen, da die volle Zahl derselben bei dieser Seitenansicht der Spindel nicht sicher festzustellen ist. Einerseits stehen die Tetraden viel zu dicht beieinander, andererseits aber werden bei der großen Anzahl öfter Chromosomen durch das Messer weggenommen. Einen genauen Einblick in die Zahlenverhältnisse der Chromosomen erhält man, wenn man die polare Ansicht der Aequatorialplatte berücksichtigt. Fig. 28 (Taf. 36) zeigt eine solche Aequatorialplatte mit der vollständigen Chromosomenzahl; es ergeben sich daselbst 24 Tetraden von wechselnder Größe,

wobei die große klumpige Tetrade deutlich ins Auge fällt. Bolles Lee hat bereits im Anschluß an Helix pomatia die samenbildenden Zellen von Helix nemoralis untersucht, jedoch ist ihm dabei die große Tetrade nicht aufgefallen. Dies erklärt sich dadurch, daß dieselbe öfter abgeschnitten ist. Ferner aber erwartet man nicht, daß bei Helix nemoralis und (wie wir auch weiter sehen werden) bei Helix hortensis so immense Abweichungen in bezug auf die Größenunterschiede der Tetraden im Vergleich zu der so nahe verwandten Helix pomatia eintreten könnten. Auch ich hatte anfangs Schwierigkeiten, die großen Chromosomen als solche zu erkennen, da ich sie zuerst als Verklumpungen mehrerer Chromosomen auffaßte.

Es erfolgt nun eine Teilung der Tetraden, indem sie sich der Quere nach durchschnüren. Jedoch verläuft dieser Teilungsprozeß nicht gleichmäßig; die große Tetrade teilt sich immer zuletzt. Hier findet auch nicht eine einfache Durchschnürung statt, sondern der Teilung gehen eigentümliche Vorbereitungen voraus. Man findet in Fig. 29 (Taf. 36) die einzelnen Hälften der kleineren Tetraden bereits mehr oder weniger beträchtlich voneinander entfernt; sie werden noch durch die Verbindungsfasern zusammengehalten, durch die Wirkung der Zugfasern aber nach den Polen hingezogen. Nur die große Tetrade zeigt noch keine Durchschnürung, wohl aber schon die Vorbereitungen dazu; sie hat sich nämlich bedeutend in die Länge gestreckt. Dieser Längsstreckung folgt nun eine zentrale Spaltung, wodurch der Klumpen die Gestalt eines Rhombus mit manchmal körnig zerfallenen Seiten annimmt (Fig. 30, Taf. 36). Jetzt erst erfolgt eine Durchschnürung in transversaler Richtung; es entstehen auf diese Weise zwei Hälften von der Gestalt eines spitzen Winkels (Fig. 31, Taf. 36). Die beiden Schenkel eines jeden Winkels sind dazu bestimmt, die beiden großen Chromosomen der letzten Reifungsteilung zu bilden. Wie dieser Teilungsmodus theoretisch aufzufassen ist, davon wird später die Rede sein. Einzelne Tochterchromosomen lassen bereits deutlich eine teilweise Spaltung erkennen, die für die zweite Reifungsteilung von Wichtigkeit ist. In Fig. 29—31 (Taf. 36) bemerkt man daher neben rundlichen oder sphärischen, einheitlichen Tochterchromosomen auch hufeisenförmig oder winklig gebogene, zweiteilige Elemente. In Fig. 31 und 32 (Taf. 36) sind die Teilungsprodukte soweit auseinandergerückt, daß sie in unmittelbarer Nähe der Pole liegen. Die Chromosomen drängen sich in den Tochterplatten dicht zusammen, so daß es unmöglich ist, die einzelnen

Elemente zu erkennen. Nur die beiden großen Tochterchromosomen, welche zuletzt ihr Ziel erreicht haben, treten noch deutlich hervor. Man findet sie in Fig. 32 (Taf. 36) an der gleichen Seite jeder Tochterplatte als zwei winklig gestaltete Elemente wieder.

Während dieser Teilungsvorgänge hat sich die Zelle erheblich in die Länge gestreckt und teilt sich nach Ausbildung der definitiven Tochterplatten in zwei gleiche Hälften (Textfig. 15). Wir erhalten so die Spermatocyten 2. Ordnung.

Bemerkenswert ist noch in den Fig. 30, 31 (Taf. 36) und Textfig. 15 die reichliche Anwesenheit von Mitochondrien. Sie



Fig. 15.

nehmen stets eine bestimmte Richtung ein und sammeln sich in Fig. 30 (Taf. 36) am oberen Teil der Spindel zu einer asterähnlichen Figur an.

Erste Reifungsteilung bei Helix hortensis.

Bei Helix hortensis verhält sich die erste Reifungsteilung ebenso wie bei Helix nemoralis.

Textfig. 16 zeigt eine schöne Aequatorialplatte mit 24 Tetraden. Besonders deutlich tritt die große Tetrade hervor; die übrigen kleineren Tetraden sind unter sich verschieden groß. In Textfig. 17 haben wir eine seitliche Ansicht der Aequatorialplatte vor uns. Die große Tetrade lagert hier nicht am äußersten Rande, wie dies häufig vorkommt, sondern ist etwas davon entfernt. Die anderen Tetraden haben eine Wecken-, bezw. Wetzsteinform und stehen ebenso wie die große Tetrade durch Zugfasern mit den Zentralkörpern in Verbindung. Wie Textfig. 18 zeigt, teilt sich

die große Tetrade auch hier wieder zuletzt, indem sie in 2 winkelförmige Hälften zerfällt. In Textfig. 19 bemerkt man eine Spermatocyte 1. Ordnung, die im Begriff ist, sich in 2 Spermatocyten 2. Ordnung durchzuschnüren. An derselben Seite jeder Tochterplatte liegt die große Tetrade. Durch die eigentümliche Gestalt

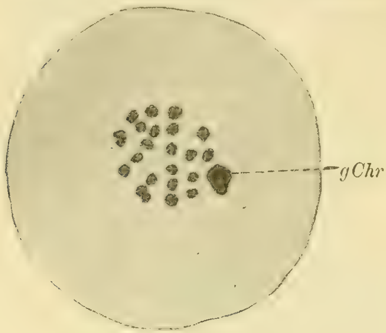


Fig. 16.

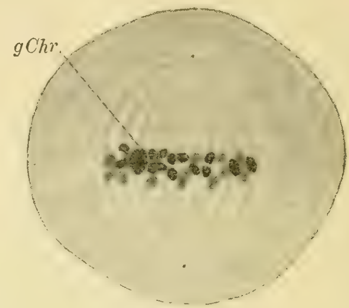


Fig. 17.

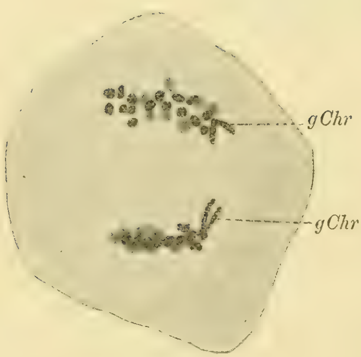


Fig. 18.

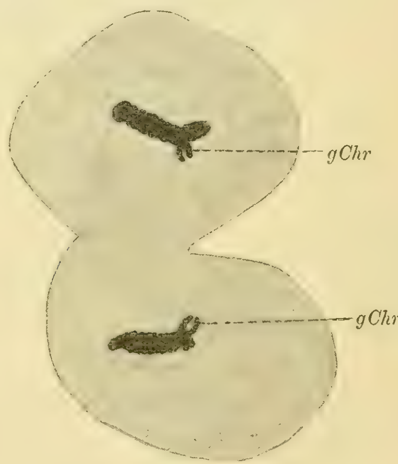


Fig. 19.

Fig. 16—19. Helix hortensis.

Fig. 16. Erste Reifungsteilung, von der Polseite der Spindel her gesehen.

Fig. 17. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung, von der Seite gesehen.

Fig. 18. Diasterstadium.

Fig. 19. Spermatocyte 1. Ordnung im Begriff, sich in 2 Spermatocyten 2. Ordnung durchzuschnüren.

und die isolierte, vorgeschobene Stellung fällt sie sofort in die Augen. Zwischen beiden Tochterplatten haben sich die Verbindungsfasern noch deutlich erhalten.

Erste Reifungsteilung bei Helix pomatia.

Bei Helix pomatia ist die große Tetrade in der ersten Reifungsteilung nicht nachzuweisen. Die Tetraden, deren Zahl 24 beträgt, zeigen eine stufenweise abnehmende Größe (Textfig. 20). Ueber diese Größenunterschiede haben sich die Autoren bisher nicht geäußert. Auch in bezug auf die Zahlenverhältnisse und den Teilungsmodus gehen die Angaben der Autoren auseinander.

Nach vom Rath stellt die erste Reifungsteilung eine Reduktionsteilung dar, wodurch die Zahl der Chromosomen auf 24 herabgesetzt wird. Nach Bolles Lee gibt es keine Zahlenreduktion in der Spermatogenese von Helix pomatia. Er zählt daher ebenso wie in den Spermatogonien auch in den Spermatocyten 24 Chromosomen, die sich der Quere nach teilen. Prowazek läßt je nach ihrer Bildungsweise eine Längs- oder Querteilung der Chromosomen zu. Im Gegensatz zu Bolles Lee unterscheidet Ancel eine Zahlenreduktion der Chromosomen. Die 24 Chromosomen unterliegen einer Querteilung. Ich schließe mich den Beobachtungen Ancels an, wonach in der Spermatogenese von Helix pomatia eine Zahlenreduktion und eine Querteilung der 24 Tetraden in der ersten Reifungsteilung stattfindet. Ich fasse also die erste Reifungsteilung als eine Aequations-, die zweite als eine Reduktionsteilung auf. Ich komme auf diese Frage zurück.



Fig. 20. Helix pomatia. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung von der Polseite her gesehen.

Mehrfach bipolare Mitosen (also mehrere Spindeln in einer Zelle), wie sie Godlewski und Prowazek beschrieben haben, konnte ich außer bei Helix pomatia auch bei Helix nemoralis und Helix hortensis zuweilen feststellen. Ich halte sie für anormale Vorkommnisse.

Zweite Reifungsteilung bei Helix nemoralis.

Ohne daß ein Ruhestadium vorhergeht, schließt sich an die erste Reifungsteilung die zweite an. Die Chromosomen, die vorher dicht zusammengedrängt waren, weichen auseinander und stellen sich in die Aequatorialplatte der Spindel ein. Die Gestalt der

Chromosomen ist im Gegensatz zur ersten Reifungsteilung eine einheitliche, mehr weckenförmige. An der einen Seite der Aequatorialplatte findet man wieder das große Chromosom; dasselbe besteht im einfachsten Falle aus 2 stäbchenförmigen Hälften (Fig. 33, Taf. 36), die aber auch eine klumpige Beschaffenheit (Fig. 34, Taf. 36) annehmen können. Die übrigen Chromosomen lassen unter sich Größenschwankungen erkennen. Durch die Gegenwart des eigentümlich gestalteten großen Chromosoms, das meistens seitenständig ist, und durch das fast gleichartige Aussehen der übrigen Chromosomen sind die Spermatocyten 2. Ordnung leicht als solche zu erkennen. Die Zahl der Chromosomen ist von der polaren Seite der Aequatorialplatte sicher zu bestimmen und beträgt 24 (Fig. 35, Taf. 36). Die Teilung erfolgt in transversaler Richtung. Das große Tochterchromosom ist in Fig. 36 (Taf. 36) an der gleichen Seite jeder Tochterplatte als keulenförmiges Gebilde wahrzunehmen.

Zweite Reifungsteilung bei Helix hortensis.

Die zweite Reifungsteilung bei Helix hortensis nimmt denselben Verlauf, welchen wir schon bei Helix nemoralis kennen gelernt haben.

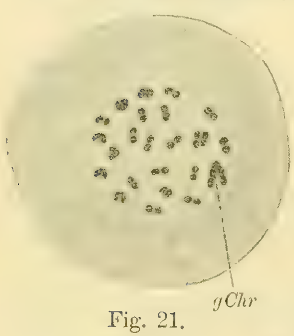


Fig. 21.

Textfig. 21 zeigt deutlich die 24 verschieden großen Chromosomen vor dem Eintritt in die Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung. Die Chromosomen besitzen eine wecken- oder hufeisenförmige Gestalt und lassen bereits eine Spaltung in 2 Hälften erkennen. Am rechten unteren Rande der zukünftigen Aequatorialplatte liegt das große winkelförmige Chromosom, dessen Schenkel eine körnige Struktur aufweisen.

Zweite Reifungsteilung bei Helix pomatia.

Die zweite Reifungsteilung schließt sich unmittelbar an die erste an. Wohl tritt hier das große Chromosom nicht als solches hervor, doch zeigen die Chromosomen unter sich eine verschiedene Größe. In Textfig. 22 sieht man deutlich größere Chromosomen und kleinere. Die Zahl der Chromosomen beträgt 24.

Nach Platner ist die zweite Reifungsteilung eine Reduktionsteilung; jedoch findet dabei eine Verminderung der 24 Chromosomen um die Hälfte statt. Vom Rath spricht ebenso wie in der ersten so auch in der zweiten Reifungsteilung von einer Reduktionsteilung, wobei die Zahl der Chromosomen (24) auf die Hälfte herabgesetzt wird. Nach Prowazek läßt sich die Art der zweiten Reifungsteilung schwer bestimmen. Die 12 zweiwertigen Chromosomen werden anscheinend der Quere nach geteilt. Bolles Lee und Ancel bezeichnen die zweite Reifungsteilung als qualitative und quantitative Reduktionsteilung, wobei eine Querspaltung der 24 einwertigen Chromosomen stattfindet. Auch ich halte die zweite Reifungsteilung für eine qualitative Reduktionsteilung (s. unten).

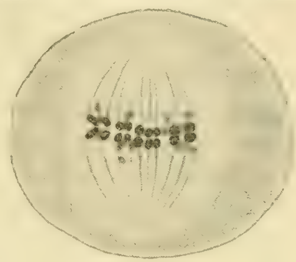


Fig. 22.

Die Ausbildung der Samenzelle.

Die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon bei Helix nemoralis.

Die Spermatocyten 2. Ordnung schnüren sich durch und liefern die Spermatiden. Diese machen nun bis zur völligen Ausbildung der Spermatozoen eine Reihe von Umwandlungen durch, worüber die Ansichten der Autoren teilweise recht verschieden sind.

Von der letzten Teilung her liegen die Chromosomen anfangs dicht zusammen ohne Kernmembran. Allmählich aber entstehen aus den Chromosomen größere und kleinere Brocken, welche sich nach der Bildung der Kernmembran in dem Kern verteilen. Die Chromatinbrocken, deren Zahl natürlich eine ganz variable sein kann, sind unter sich noch durch feine achromatische Fäden verbunden (Fig. 37, Taf. 37). Später tritt zur Vervollständigung des Spermatidenkerns ein Nucleolus hinzu (Fig. 42, Zelle a, b, c, Taf. 37). Wir sehen also, daß erst ein echter Kern vorhanden sein muß, bevor der eigentliche Entwickelungsprozeß des zukünftigen Spermatozoonkopfes aus dem Spermatidenkern vor sich gehen kann. Der Kern besitzt zuerst eine ovale Gestalt, vergrößert sich aber später und wird bläschenförmig, wobei auch die Kernmembran deutlich hervortritt. In dem großen Kernraume verteilt sich das

Chromatin in der Art, daß man häufig nur spärliche Brocken an der Kernmembran und im Inneren zerstreut findet (Fig. 41, Taf. 37).

Bei der letzten Karyokinese erfolgte bei der Teilung des Zellleibes auch die Teilung des äquatorialen Spindelteils. Bevor aber eine vollständige Durchschnürung des Spindelkörpers stattfindet, bildet sich eine sog. Spindelplatte, oder, wie GODLEWSKI sagt, ein Zwischenkörper. Dieses Element hält noch einige Zeit die Tochterzellen in Verbindung. Durch sein Auftreten sind nach BOLLES LEE die ersten Anzeichen für die Rückbildung der Spindelfasern gegeben. Die Spindelplatte baut sich nach BOLLES LEE aus den Fasern der regressiven Spindel in Gestalt von zahlreichen Mikrosomen auf und hat nur den Zweck, die Spindelfasern zu durchschneiden. Auch PROWAZEK hat diese Spindelplatte beobachtet und aus „mehreren größeren, länglichen Granulationen“ zusammengesetzt gefunden. Manchmal konnte ich zwar eine Formation der Spindelplatte aus Körnchen erkennen; in anderen Fällen aber liegen diese Körnchen wieder so dicht zusammen, daß eben die Spindelplatte ein ununterbrochenes Stäbchen darstellt, wie ich auch in Fig. 37 (Taf. 37) abgebildet habe. Man sieht daselbst auch in jeder Tochterzelle die Hälfte eines Spindelkörpers. Dieser Spindelrest läßt anfangs noch eine fibrilläre Struktur erkennen; die einzelnen Fasern weichen nach der Zellperipherie besenartig auseinander, sind aber im Aequator durch die Spindelplatte zusammengeschnürt. PROWAZEK hat in diesem Falle zutreffend von einem „eigenen sanduhrförmigen“ Gebilde gesprochen. Nach und nach verliert der Spindelrest seine faserige Beschaffenheit, verdichtet sich (Fig. 39, Taf. 37) und stellt schließlich einen homogenen, rundlichen oder polygonalen Körper dar, dessen Wandschicht stark verdickt ist und aus Stäbchen zusammengesetzt zu sein scheint (Fig. 40, 41, Taf. 37). Dieser Anblick von Stäbchen beruht aber nur auf optischer Täuschung, wie BOLLES LEE angibt. Ich muß mich seiner Ansicht anschließen. Das Zustandekommen dieser scheinbaren Stäbchen erkläre ich mir dadurch, daß sich die Spindelrestmasse an der Peripherie stärker verdichtet. Den soeben beschriebenen, vieleckigen, lichtbrechenden, homogenen Körper, der also aus dem äquatorialen Spindelrest seinen Ursprung genommen hat, bezeichnet man als echten Nebenkern. Nach KORSCHELT und HEIDER betrachtet man dasjenige Gebilde als echten Nebenkern, welches nach erfolgter Teilung der Samenzellen aus den Resten der Spindel- oder Verbindungsfasern hervorgeht. Dadurch nun, daß die ursprünglich vorhanden ge-

wesene Faserung verloren geht, die Gestalt regelmäßig und abgerundet wird, kommt das einigermaßen kernartige Aussehen des Nebenkerns zustande. Worauf auch PLATNER, PRENANT und GODLEWSKI bereits aufmerksam gemacht haben, kann die Lage des Nebenkerns in den sich umwandelnden Spermatiden eine ganz verschiedene sein.

Was die Bildungsweise des Nebenkerns anbetrifft, so hat PLATNER mitgeteilt, daß bei der letzten Teilung der Spermatocyten die Spindelfasern sich nach dem Aequator zusammenziehen und dabei miteinander verschmelzen. Es kommt so zur Formation zuerst dreieckiger oder hakenförmiger Gebilde, zuletzt einer geschlossenen Figur. Weiter sagt PLATNER: „Die Trennung erfolgt nun in der Regel nicht durch einfache Lösung im Aequator, sondern so, daß es zu einer Knickung kommt." Auch v. ERLANGER spricht sich dafür aus, daß bei Paludina vivipara der Nebenkern der Spermatiden der haarförmigen Spermatozoen aus dem Spindelrest bei gleichzeitiger Bildung eines Zwischenkörpers hervorgeht. GODLEWSKI, desgleichen NUSSBAUM bei Helix lutescens bezeichnen den Nebenkern als ein Produkt der Zentralspindel. BOLLES LEE leitet den Nebenkern von dem polaren Teil der Zentralspindel her. PROWAZEK spricht nicht von einem Nebenkern, sondern von einem Idiozom, dem 2, manchmal 3 Centrosomen ansitzen. Nach v. KORFF umgibt dieses Idiozom sogar 3 Centrosomen auf der Kernseite. Nun kommt es allerdings vor, daß die Centrosomen oft in unmittelbarer Nähe des Nebenkerns oder zufälligerweise selbst auf demselben liegen. Aus dieser Lagerung läßt sich aber durchaus kein Zusammenhang zwischen diesen Gebilden und dem Nebenkern herleiten, wie auch GODLEWSKI richtig betont hat. Nach GODLEWSKI nimmt der Nebenkern an der Zusammensetzung des zukünftigen Samenfadens keinen wesentlichen Anteil und zerfällt zuerst in zwei, zuletzt in mehrere Teile. Auch NUSSBAUM schreibt, daß der Nebenkern absolut keine Rolle spielt und spurlos verschwindet; vorher tritt noch in der Mitte des Nebenkerns eine Vakuole auf, die zum Zerfall in mehrere kleine Stücke beiträgt.

Nach PLATNER wird der Nebenkern mit zur Bildung der spiraligen Hülle des Achsenfadens verwandt, indem er sich in dem Protoplasma, woraus diese hervorgeht, allmählich auflöst. Desgleichen läßt PRENANT den Nebenkern an der Bildung der beiden Spiralfäden des Achsenfadens teilnehmen. Soweit ich erkennen konnte, erhält sich der Nebenkern verschieden lange. Schließlich aber verschwindet er spurlos, nachdem er sich oft zuvor in mehrere abgeplattete oder rundliche Stücke zerteilt hat. Jedenfalls aber findet ein Zerfall des Nebenkerns in Stäbchen wie beim Idiozom nicht statt. Da sich nun der Nebenkern im Proto-

plasma auflöst, so trägt er indirekt mit zur Bildung der protoplasmatischen Umhüllung des Achsenfadens bei, wie auch PLATNER und PRENANT zum Ausdruck gebracht haben.

Nachdem wir jetzt den Ursprung und die Bedeutung des Nebenkerns kennen gelernt haben, können wir ohne Unterbrechung die Entwickelung des Spermatozoons verfolgen. Vorausschicken möchte ich noch, daß bei der Bildung der Samenfäden alle Bestandteile der Spermatiden eine Veränderung erleiden. Man kann aber in ihrem Verlaufe einen bestimmten zeitlichen Zusammenhang nicht feststellen, wie bereits GODLEWSKI berichtet hat.

Nach der zweiten Reifungsteilung findet man in den jungen Samenzellen die beiden Centrosomen von einem gemeinsamen hellen Hofe umgeben, in der Nähe der Zellmembran gelegen. Von diesen beiden Centrosomen ist das distale bedeutend größer als das proximale (Fig. 38, Taf. 37). Die Centrosomen entfernen sich nun voneinander, wobei das proximale dem Kern, das distale der Zellperipherie zustrebt (Fig. 39, Taf. 37). Gleichzeitig sieht man zwischen beiden Körperchen eine zarte protoplasmatische Verbindungslinie auftreten, die zur Zellperipherie annähernd senkrecht steht (Fig. 40, Zelle b, Taf. 37). Diese Verbindungslinie (intracellulärer Teil des primären Samenfadens nach PLATNER) stellt die erste Anlage des Achsenfadens dar. Das distale Centrosom zeigt jetzt eine zentrale Durchbohrung und nimmt das Aussehen eines Ringes an; von ihm geht ein feiner protoplasmatischer Schwanzfaden (extracellulärer Teil des primären Samenfadens nach PLATNER) ab (Fig. 42, Zelle c, Taf. 37). Je mehr sich nun die Centrosomen nach der entgegengesetzten Richtung entfernen, desto länger und schärfer konturiert wird der Achsenfaden. Das proximale Centrosom spitzt sich zu, um auf diese Weise die Kernmembran zu durchbohren; man findet es in den Fig. 42, Zelle b, c und 43 (Taf. 37) als eine in den Kernraum hineinragende, stiftartige Verlängerung wieder. Das proximale Centrosom bildet das Mittelstück und verbindet den zukünftigen Samenfadenkopf mit dem Achsenfaden.

In den folgenden Zeilen sei es mir gestattet, die Beobachtungen der einzelnen Autoren über die Zahl und das Verhalten der Centrosomen anzuführen. Nach GODLEWSKI besitzen die Spermatiden nur ein Centrosom, das die Gestalt des Buchstabens T hat und an der Spitze eines Zugfaserkegels liegt. „Dieser Kegel verbindet den Samenfadenkopf mit der Ansatzstelle des Achsenfadens (dem Centrosoma); er verdient also den Namen ‚Verbindungsstück' (Mittelstück)." Der Achsenfaden selbst ist protoplasmatischen Ursprunges und zeigt

an seinem distalen Ende mitunter eine beträchtliche knopfförmige Anschwellung, aus der ein dünnes Fädchen hervorwächst. v. Korff unterscheidet in den Spermatiden von Helix pomatia 3 Centrosomen, die die Ecken eines kleinen gleichschenkligen Dreiecks bilden. Der an der Spitze desselben gelegene Zentralkörper ist meistens kleiner als die beiden anderen und liegt der Zellwand dicht an. Auf einem folgenden Stadium bemerkt man nur zwei hintereinandergelegene Zentralkörper. Aus dem distalen Zentralkörper geht der extracelluläre Schwanzfaden hervor, der proximale dagegen verlängert sich in ein Stäbchen und verbindet sich schließlich mit dem Kern. Nach Suzuki verhalten sich die Zentralkörper bei den Selachiern ebenso wie Meves und v. Korff bei der Samenbildung von Helix pomatia nachgewiesen haben. Nussbaum beschreibt in den Spermatiden von Helix lutescens 2 Centrosomen, die durch eine cytoplasmatische Centrodesmose verbunden sind. Das größere, proximale Centrosom zeigt in Seitenansicht etwa die Form eines T; es besteht nämlich aus einer basalen, abgerundeten Scheibe und einem senkrecht dazu gestellten Stab. Das proximale Centrosom dringt in den Kern ein und bildet den Achsenteil des Mittelstückes. Der Achsenfaden entsteht auf Kosten des Cytoplasmas und des distalen Centrosoms. Prowazek fand in den Spermatiden von Helix pomatia meistens 2 an der Peripherie gelegene Centrosomen. Zwischen beiden bildet sich eine Art zylindrischer Centrodesmose; sie stellt den Haupt- oder Achsenfaden dar. Der extracelluläre Schwanzfaden geht nach Prowazek durch das distale Centrosom und den Achsenfaden von dem proximalen Centrosom aus. Nach Bolles Lee existiert überhaupt kein Centrosom. Ein Mittelstück fehlt. Der Achsenzylinder ist keine einfache Faser; er besteht vielmehr aus zwei Fasern, welche in eine körnige Substanz eingelagert sind; das Ganze ist von einer „membrane anhiste“, dem Endolemma umgeben.

Nach v. Erlanger erinnert die Struktur des Achsenstranges in den wurmförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara an den Bau der quergestreiften Muskulatur. Der Achsenstrang besteht nämlich aus einer Anzahl hintereinander gereihter Kästchen oder Alveolen und ist von einem gleichfalls gekästelten, protoplasmatischen Mantel umgeben. Seine terminale Endigung stellt ein Endplättchen dar, welches ein Büschel von 12 Wimpern trägt. Das Endplättchen geht aus dem Zentralkörper der Tochterzelle hervor.

Die weiteren Vorgänge bei der Bildung des Spermatozoenkopfes bestehen in der Verdichtung des Chromatins und der Längsstreckung des Zelleibes. Der bläschenförmige Kern hat wesentlich an Umfang abgenommen (vergl. Fig. 40 und 43, Taf. 37). Die Chromatinbrocken haben sich zu einer dichten Chromatinmasse zusammengelegt. Auf irgendwelche chemische Einwirkungen muß es zurückgeführt werden, daß das Chromatin sich nicht distinkt blau gefärbt, sondern einen mehr grauen Farbenton angenommen

hat (Fig. 43, Taf. 37). Am vorderen Ende des Kerns hebt sich die Membran ab und läßt an ihrem äußersten Punkte ein kleines, stark gefärbtes Körnchen (Spitzenknöpfchen) erkennen, welches später zum Spitzenstück wird (Fig. 43, Taf. 37). Der Kern nimmt nun eine kegelförmige Gestalt an. Stark färbbar bleibt eine dichte, basale Platte, welche mit dem stiftartigen, proximalen Centrosom bezw. Mittelstück die Figur eines umgekehrten T bildet. Fig. 44 (Taf. 37) läßt diese Verhältnisse recht deutlich erkennen. Das Spitzenknöpfchen ist von einer hellen, chromatinfreien Kappe umgeben. Merkwürdig sind noch die zahlreichen Mitochondrien, welche den Achsenfaden begleiten. Durch fortgesetzte Streckung des Spermatidenkerns erhalten wir einen annähernd zylindrisch geformten Samenfadenkopf. Die Kopfkappe hat die Gestalt eines Dreiecks angenommen und ist durch eine schmale Chromatinbrücke gegen den eigentlichen Samenfadenkopf abgegrenzt. An der äußersten Spitze der Kopfkappe liegt das jetzt zum Spitzenstück gewordene Spitzenknöpfchen (Fig. 45, Taf. 37). Das Chromatin färbt sich dunkler an der Basis und den Rändern des Spermienkopfes. Der Nebenkern, der durch diese Bildungsprozesse eine variable Lagerung erhalten hat, beginnt zu verblassen (Fig. 45, Taf. 37). Auf dem letzten Stadium zeigt der Spermatozoenkopf das Aussehen einer mehr oder weniger gekrümmten Sichel. Das Mittelstück ist in die Chromatinsubstanz des Spermienkopfes aufgenommen und dadurch unsichtbar geworden. Auch die Kopfkappe ist verschwunden und das Spitzenstück bildet die unmittelbare Fortsetzung des Kopfes (Fig. 46, Taf. 37).

Ueber den Ursprung des Spitzenstückes gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Godlewski und Nussbaum lassen das Spitzenstück aus dem Nucleolus, Prowazek aus dem Hauptkernkörperchen hervorgehen. Prenant hält es nicht für ausgeschlossen, daß der Spitzenknopf aus einer Verdichtung des vorderen Teils der Kernmembran gebildet wird. Nach Platner wird in den kleinen Spermatosomen von Paludina vivipara das Centrosom zum Spitzenstück. Meiner Meinung nach trägt weder der Nucleolus noch das Centrosom zur Bildung des Spitzenstückes bei; denn das Spitzenknöpfchen ist viel zu klein, als daß sein Ursprung auf die genannten Elemente zurückgeführt werden könnte. Ich halte es wie Prenant für möglich, daß das Spitzenstück durch Verdichtung des vorderen Teils der Kernmembran entsteht.

Der Spermienkopf geht also aus dem Spermatidenkern hervor, wie wir bisher gesehen haben[1]).

Der Achsenfaden nimmt fortwährend an Länge zu; infolgedessen erfährt auch der Zelleib eine auffällige Längsstreckung und Verdünnung. Das Protoplasma beginnt vom Kopf aus den Achsenfaden einzuhüllen (Fig. 46, Taf. 37). Hierzu sagt PLATNER treffend: „Das Protoplasma zieht sich dabei an dem Achsenfaden herunter, ihn so mit einer Hülle umkleidend.“ Diese Hülle bildet sich nach PLATNER zu zwei gewundenen Fäden um, welche den primären Samenfaden bezw. Achsenfaden dicht umschließen. Außerdem besitzt Helix noch einen dritten Faden, Spiralfaden genannt; auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens dieses Spiralfadens lassen sich PLATNER zufolge die verschiedenen Schneckenarten in zwei Klassen teilen. Mit dem Wachstum des Achsenfadens verschwindet auch das distale Centrosom, ohne eine Spur zu hinterlassen. Der Schwanzfaden geht also jetzt unmittelbar in den Achsenfaden über. v. KORFF, NUSSBAUM und PROWAZEK haben beobachtet, daß sich das distale Centrosom vor seinem Untergange noch in ein größeres und kleineres Körperchen spaltet. Trotzdem ich bei Helix nemoralis, Helix hortensis und Helix pomatia genau auf diese Verhältnisse geachtet habe, konnte ich nie eine Spaltung des distalen Centrosoms erkennen.

Fig. 47 (Taf. 37) stellt ein fertiges Spermatozoon dar. Das Protoplasma hat sich vollständig und dicht um den Achsenfaden gelegt, nicht aber um den also nackt bleibenden Schwanzfaden. Der Schwanz des Samenfadens besteht demnach aus dem Achsenfaden mit Umhüllung, Hauptstück genannt, und dem nackten Schwanzfaden, Endstück genannt. Er ist protoplasmatischen Ursprunges (bei indirekter Beteiligung des Nebenkerns) und macht zahlreiche Windungen. Der Kopf hat eine ausgesprochen sichelförmige Gestalt; seine äußerste Partie wird durch das Spitzenstück gebildet. Die Länge des definitiven Spermatozoons beträgt ungefähr 450 μ. Die Dicke des Schwanzes nimmt von vorn nach

---

1) Im Gegensatz hierzu schreibt KEFERSTEIN, daß das Zoosperm aus der Bildungszelle ohne Beteiligung des Kerns entsteht. Desgleichen leitet v. LA VALETTE ST. GEORGE die Entwickelung des Spermienkopfes bei Helix pomatia und Clausilia von dem Nebenkern ab. DUVAL verwechselt auch den Nebenkern (corps céphalique) mit dem Kern.

hinten ab, so daß also der Schwanz im hintersten Teile stark verjüngt ist[1]).

Die ausgebildeten Spermatozoen sitzen nun in Büscheln der degenerierenden Nährzelle auf. Schließlich gelangen sie in die Samenkanälchen. In einem besonderen, drüsenreichen und erweiterten Abschnitt des Vas deferens, der sog. Patronentasche, werden die Spermatozoen in Spermatophoren eingeschlossen. Bei der Begattung nun findet ein gegenseitiger Austausch dieser Spermatophoren statt.

Bei Helix nemoralis, Helix hortensis und Helix pomatia kommt nur eine Art von Spermatozoen vor[2]). Zweierlei Formen von Samenfäden, haar- und wurmförmige, haben Duval, Platner, M. v. Brunn, Auerbach, v. Erlanger und Meves bei Paludina vivipara beobachtet. M. v. Brunn bezeichnet die haarförmigen Samenfäden als homolog denen der übrigen Tiere, die wurmförmigen dagegen stellen ein für den Hoden von Paludina „charakteristisches Novum“ dar. Nach genanntem Autor sowie nach v. Erlanger spielen die wurmförmigen Samenfäden keine Rolle bei der Befruchtung. Auerbach schreibt den kernlosen wurmförmigen Samenfäden die Bedeutung zu, daß sie auf die Weiterentwickelung der haarförmigen einen Einfluß ausüben sollen. Meves rechnet mit der Wahrscheinlichkeit, daß die wurmförmigen Samenfäden vielleicht nur zu bestimmten Zeiten und unter besonderen Umständen zur Befruchtung gelangen. Ferner haben zweierlei Spermatozoen konstatiert: Schenk bei Murex brandaris, M. v. Brunn bei Murex trunculus, Dolium galea, Brock bei einigen Cypraea-Arten und Schenk noch bei Cerithium vulgatum und Nassa mutabilis. Nach Brock haben sich die doppelten Spermatozoen erst innerhalb der Prosobranchier entwickelt, denn gerade bei den niedrigst stehenden Formen fehlen die wurmförmigen Spermatozoen, bei den höheren Abteilungen dagegen werden sie immer zahlreicher.

Die Reduktionsfrage.

Wegen der großen theoretischen Bedeutung, welche der Reduktionsfrage zukommt, soll sie in einem besonderen Abschnitt

---

1) Nach dem Abschluß meiner Arbeit wurde ich noch auf die Arbeit von Koltzoff aufmerksam (Koltzoff, Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforschung, herausgegeben von Goldschmidt, Bd. 2, 1908, Heft 1), in welcher angegeben wird, daß der Chromatinteil des Kopfes von drei, auch am lebenden Objekt erkennbaren elastischen Spiralfasern umwunden wird.

2) Die oben beschriebene Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen trifft in derselben Weise auch für Helix hortensis und Helix pomatia zu.

behandelt werden. Dabei mag noch im voraus bemerkt werden, daß die qualitative Reduktion das Wesentliche ist; denn die quantitative Reduktion, d. h. die Tatsache, daß die Sexualzellen die halbe Normalzahl der Chromosomen erhalten, steht ja außer allem Zweifel. Infolge der quantitativen Reduktion erhält jedes Individuum die Hälfte seiner Chromosomen vom Vater und die andere Hälfte von der Mutter. Wenn die Chromosomen von ungleicher Größe sind, so erhält das Individuum 2 Sortimente solcher Chromosomen, das eine vom Vater und das andere von der Mutter. Von jeder Größenstufe gibt es also 2 Chromosomen, wie ja auch im vorliegenden Fall bei der Garten- und Hainschnecke jeweils 2 große Chromosomen vorhanden sind, von welchen das eine vom Vater, das andere von der Mutter herstammen muß.

Das Wesentliche der qualitativen Reduktion liegt darin, daß jedes Spermatozoon von den beiden Chromosomen einer Größenstufe jeweils nur an dem einen Anteil hat, also entweder einen Teil des väterlichen oder einen Teil des mütterlichen Chromosoms erhält. Daraus ergibt sich dann, daß bei den Nachkommen verschiedene Mischungen großelterlicher Chromosomen entstehen [1]; infolgedessen ist die geschlechtliche Fortpflanzung an sich schon eine Quelle von Variation, und darin liegt die große theoretische Bedeutung der qualitativen Reduktion.

Betrachten wir den vorliegenden Fall, und fassen wir zunächst die beiden großen Chromosomen ins Auge, so ist es evident, daß sie sich zu einem Gebilde zusammenlegen, welches einer Vierergruppe entspricht. Eine Zeitlang sind die beiden Teile noch deutlich erkennbar, dann bilden sie scheinbar einen rundlichen Klumpen. Dieser wird bei der ersten Reifungsteilung in 2 Teile zerlegt, deren jeder bei der zweiten Reifungsteilung wieder in 2 Teile zerfällt.

Man kann mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, daß durch die eine dieser beiden Teilungen die beiden vereinigten Chromosomen getrennt werden. Entweder entsprechen die Winkel, welche man in Fig. 31 (Taf. 37) sieht, den beiden ursprünglichen Chromosomen der Fig. 22 u. 23 (Taf. 36), in welchem Falle die erste

1) Ueber dabei entstehende Kombinationen und ihre relative Häufigkeit verweise ich auf Ziegler, Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905 und Die Chromosomentheorie der Vererbung in ihrer Anwendung auf den Menschen. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 3. Jahrg., 1906.

Teilung eine Reduktionsteilung ist, oder die Winkel der Fig. 31 sind jeweils aus 2 Stücken von beiden Chromosomen gebildet, in welchem Falle die zweite Teilung als Reduktionsteilung anzusehen ist. Welcher dieser beiden Fälle zutrifft, ist schwer zu entscheiden und macht für das Resultat keinen Unterschied: Jede Samenzelle erhält nur eine Hälfte von einem der beiden großen Chromosomen.

Aehnliche Ueberlegungen kann man auch bei den kleineren Chromosomen anstellen. Bei B, C und D der Textfig. 6 sind offenbar in dem ursprünglichen Bogen 2 Chromosomen enthalten, wie die folgenden Phasen zeigen.

Wenn man sich entscheiden soll, welche der beiden Teilungen die Reduktionsteilung ist, so halte ich es für das Wahrscheinlichste, daß die zweite Teilung diese Aufgabe erfüllt. Man kann ohne Schwierigkeit Fig. 30, (Taf. 37) mit Textfig. 6, Typus A, Phase 4 in Beziehung setzen; in diesem Fall werden durch die erste Reifungsteilung jeweils die Hälften der beiden Chromosomen nach den Polen geführt; demnach stellt die erste Reifungsteilung eine Aequationsteilung, die zweite eine Reduktionsteilung dar, da bei letzterer die beiden Hälften getrennt werden.

Eine ähnliche Auffassung läßt sich auch aus der Betrachtung der kleineren Chromosomengruppen rechtfertigen. So entspricht bei Textfig. 6, B jeder Schenkel des Winkels einem Chromosom, und es ist wahrscheinlich, daß bei der ersten Teilung jeweils dieses Chromosom halbiert wird. Aehnliches gilt für die Fälle C—E. Nur der Fall F, welcher der seltenste und unsicherste Fall ist, läßt sich schwer in diesem Sinne auffassen.

Schließlich wäre noch die Frage zu erörtern, inwiefern die vorliegende Beobachtung zur Erklärung der Mendelschen Regel dienen kann. Ich verweise in dieser Hinsicht auf folgende Ausführungen, welche in der Mitteilung von H. E. Ziegler enthalten sind. „Sobald man die Annahme macht, daß die Vererbung eines einzelnen Merkmals nicht von allen Chromosomen, sondern nur von denjenigen einer bestimmten Kategorie oder Größe abhinge, läßt sich die Mendelsche Regel ohne Schwierigkeit erklären. Wenn 2 Varietäten gekreuzt werden, welche in einem Merkmal verschieden sind, so erhalten die Nachkommen erster Generation jeweils ein Sortiment der Chromosomen vom Vater, ein anderes von der Mutter, sie müssen also untereinander gleich sein und die betreffende Eigenschaft des Vaters und der Mutter in gemischter Art zeigen, oder nur in der Art des Vaters oder der

Mutter, letzteres dann, wenn das Merkmal der einen Varietät ceteris paribus von stärkerer Vererbungskraft, also „dominant“ ist. Die Sexualzellen dieser Generation erhalten infolge des Reduktionsvorganges teils Chromosomen des Vaters, teils solche der Mutter; in der folgenden Generation müssen also dreierlei Individuen entstehen, teils solche, bei welchen das betreffende Chromosomenpaar aus 2 großväterlichen Chromosomen besteht und welche folglich das großväterliche Merkmal haben, teils solche, welche aus entsprechenden Gründen das großmütterliche Merkmal zeigen, teils solche, welche in dem betreffenden Chromosomenpaar ein großväterliches und ein großmütterliches Chromosom haben, folglich sich wie die vorhergehende Generation verhalten. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung zeigt, daß die Zahlen dieser 3 Formen von Individuen sich wie 25 : 25 : 50 verhalten müssen, was der Mendelschen Regel entspricht“. — „Machen wir die Hypothese, daß die großen Chromosomen die Bänderung der Schale bedingen, und nehmen wir an, daß wir ein Exemplar vor uns haben, welches aus der Kreuzung einer gebänderten und einer ungebänderten Schnecke hervorgegangen ist, so hat das eine der beiden großen Chromosomen die Tendenz der Fünfbänderigkeit, das andere die Tendenz zur Bänderlosigkeit. Infolge der Reduktion entstehen zweierlei Sexualzellen, erstens solche, welche nur eine Hälfte des ersteren Chromosoms bekommen, nnd zweitens solche, welche nur eine Hälfte des anderen enthalten. Folglich müssen durch die Befruchtung 3 Sorten befruchteter Eizellen entstehen, erstens solche mit 2 Chromosomen der ersteren Art, zweitens solche mit beiden Arten von Chromosomen, drittens solche mit 2 Chromosomen der zweiten Art. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung ergibt, daß die relativen Häufigkeiten dieser 3 Sorten von Eizellen sich verhalten wie 25 : 50 : 25. Es erklärt sich demnach, daß bei den Nachkommen die Mendelsche Regel zutage tritt.“

Zusammenfassung.

Bei Helix nemoralis und Helix hortensis enthalten die Spermatogonien 48 Chromosomen, unter denen sich 2 besonders große winkel- oder hufeisenförmige Chromosomen befinden. Bei Helix pomatia findet man 48 Chromosomen, welche in bezug auf die Größe unter sich nicht gleich, aber auch nicht so auffällig verschieden sind. Bei Helix nemoralis und Helix hortensis teilen sich die beiden großen Chromosomen der Länge nach, bei den kleineren Chromosomen ist es nicht deutlich zu erkennen, ob sie

sich in der Längs- oder Querrichtung teilen. Bei Helix pomatia sind die Chromosomen fast durchweg von winkel- oder bogenförmiger Gestalt und teilen sich der Länge nach.

Für die Reifungsteilungen gilt Folgendes.

Bei Helix nemoralis und Helix hortensis gehen die 24 Vierergruppen aus 24 verschieden großen Segmenten des lockeren Knäuels hervor. Die Segmente haben eine bogen- oder schleifenförmige Gestalt. Bei Helix nemoralis und Helix hortensis befinden sich unter den Segmenten 2 große Fäden. Jedes Segment liefert eine Vierergruppe, die beiden großen Fäden aber zusammen und zuletzt eine klumpige, große Vierergruppe. Die Vierergruppen sind verschieden groß und besitzen im ausgebildeten Zustande meist eine wecken-, wetzstein-, kreuzförmige oder klumpige Gestalt. Bei Helix pomatia entstehen die 24 Vierergruppen wahrscheinlich aus 24 verschieden großen Segmenten.

Was die erste Reifungsteilung anbetrifft, so rücken die Teilhälften der beiden großen Chromosomen am langsamsten nach den Tochterplatten hin.

Die zweite Reifungsteilung schließt sich unmittelbar an die erste an; die 24 verschieden großen Chromosomen besitzen hier eine ziemlich gleichförmige, weckenartige Gestalt; nur das große Chromosom besteht aus zwei stäbchenförmigen oder klumpigen Hälften. Die Chromosomen teilen sich der Quere nach, das große Chromosom teilt sich zuletzt.

Betreffs der Reduktionsfrage verweise ich auf den vorhergehenden Abschnitt.

Das Idiozom bezw. der Nebenkern der Autoren besitzt in den Spermatogonien und Spermatocyten eine polygonale Gestalt und enthält im Zentrum ein Centrosom, in der Rindenschicht aber eine variable Anzahl von Stäbchen, die zur Zahl der Chromosomen in keinem bestimmten Verhältnis steht. Die Idiozomstäbchen lösen sich meiner Ansicht nach häufig in die Mitochondrien auf, die, ohne irgendeine Rolle gespielt zu haben, früher oder später verschwinden.

Der Spindelrestkörper in den Spermatogonien und Spermatocyten geht möglicherweise aus dem äquatorialen Teil der Spindel hervor. Indem die Zellen bei mehreren aufeinanderfolgenden Teilungen durch die Spindelrestkörper verbunden bleiben, kommt es zur Ausbildung der „Zellkoppeln“ Zimmermanns.

Der echte Nebenkern in den Spermatiden entsteht aus dem äquatorialen Teil der Spindel bei gleichzeitiger Bildung einer

Spindelplatte. Der Nebenkern hat eine polygonale Gestalt und ist nur scheinbar aus Stäbchen zusammengesetzt. Er nimmt indirekt Anteil an der Entwickelung des Samenfadens, insofern als er sich in dem Protoplasma, welches die Hülle des Achsenfadens bildet, auflöst.

Die Spermatiden enthalten 2 Centrosomen, das proximale wird zum Mittelstück, das distale, etwas größere, wird ringartig durchbohrt und verschwindet später spurlos.

Der Achsen- wie der Schwanzfaden sind protoplasmatischen Ursprunges.

Der Kopf des Spermatozoon geht aus dem Spermatidenkern hervor.

Das Spitzenstück entsteht möglicherweise durch Verdichtung des vorderen Teils der Kernmembran.

Der Schwanz besteht aus dem Achsenfaden mit protoplasmatischer Umhüllung, dem sog. Hauptstück, und dem nackten, zugespitzten sog. Endstück.

Zum Schluß möchte ich noch anführen, daß zwischen der fünf- und der dreigebänderten Form von Helix nemoralis sowie zwischen der ungebänderten und der gebänderten Form von Helix hortensis kein Unterschied in der Spermatogenese besteht.

Literaturverzeichnis.

Die mit einem * bezeichneten Schriften waren mir nicht zugängig.

1902 Ancel, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia (Linn.). Arch. de Biologie, T. XIX.

1902 — Sur les premières différenciations cellulaires dans la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Bibliographie anatom., T. XI, Fasc. 1.

1902 — La réduction numérique des chromosomes dans la spermatogénèse d'Helix pomatia. Bibliographie anatom., T. XI, Fasc. 2.

1902 — Sur le Nebenkern des spermatocytes d'Helix pomatia. Bibliographie anatom., T. XI, Fasc. 3.

1894 Auerbach, L., Spermatologische Mitteilungen. 72. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Breslau.

1896 — Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXX.

*1898 Benda, C., Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. II. Teil. Die Histiogenese der Spermien. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1897/98.

*1899 —, Weitere Mitteilungen über die Mitochondrien. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898/99.

1881 Bloomfield, J. E., On the development of the spermatozoa. Part II. Helix and Rana. Quart. Journ. of. Micr. Sc., New Ser., Vol. XXI.

1895 Bolles Lee, A., La régression du fuseau caryocinétique. La Cellule, T. XI, Fasc. 1.

1896 — Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des Helix. La Cellule, T. XI, Fasc. 2.

1897 — Les cinèses spermatogénètiques chez l'Helix pomatia. La Cellule, T. XI, Fasc. 1.

1899 — Les „sphères attractives“ et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. La Cellule, T. XVI, Fasc. 1.

1902 — Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. La Cellule, T. XX, Fasc. 1.

1903 — La structure du spermatozoïde de l'Helix pomatia. La Cellule, T. XXIII, 1904.

1903 Bonnevie, K., Zur Kenntnis der Spermiogenese bei den Gastropoden (Enteroxenos östergreni). Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.

1905 Bonnevie, K., Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Anat. Anz., Bd. XXVI.

1901 Boveri, Th., Zellenstudien. Heft 4. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena.

1904 — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz. Jena.

1887 Brock, J., Ueber die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb., Bd. II.

1862—1866 Bronn, H. G., Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs, fortgesetzt von W. Keferstein. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, Abt. 5.

1884 Brunn, M. v., Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII.

1884 — Weitere Funde von zweierlei Samenkörperformen in demselben Tiere. Zool. Anz., Bd. VII.

1879 Duval, M., Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés. Journ. de Micrographie, T. III, No. 1 und 2.

1880 — Etudes sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare. Journ. de Micrographie, T. IV, No. 8—9 und No. 10—11.

1896/97 Erlanger, R. v., Spermatogenetische Fragen. Zool. Centralbl., Bd. III und IV.

1898 — Bemerkung über die wurmförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara. Anat. Anz., Bd. XIV.

1897 Godlewski, E. jun., Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia L. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, No. 2.

1897 — Ueber die Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia L. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, No. 7.

1897 — Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, No. 9.

1902 Goldschmidt, R., Referat: Meves, F., Ueber olygopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Zool. Centralbl., No. 23.

1850 Gratiolet, P., Observations sur les zoospermes des Hélices. Journ. de Conchyliologie, T. I.

1906 Gross, J., Ueber einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Centralbl., Bd. XXVI.

1899 Häcker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

1907 — Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse u. Fortschritte d. Zool., Bd. I, Heft 1.

1894 Heidenhain, M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, p. 690—694.

1906 Heider, K., Vererbung und Chromosomen. Jena.
1891 Hermann, F., Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, p. 585.
1906 Hertwig, O., Allgemeine Biologie. Jena.
1883 Jensen, O. S., Recherches sur la spermatogénèse. Arch. de Biol., T. IV.
*1892 Koehler, P., Recherches sur la double forme des spermatozoids chez le Murex. Recueil Zool. Suisse, T. V.
1908 Koltzoff, K. N., Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforschung, herausgegeb. von Dr. Goldschmidt. Bd. II, Heft 1.
1899 v. Korff, K., Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV.
1902 Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.
1900 Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Erste Lieferung. Mollusca. Jena.
1904 — Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis und Helix nemoralis. Festschrift für Ernst Haeckel. Jena.
1905 — Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verh. d. Schweiz. Naturforschend. Gesellsch. Luzern.
1898 v. Lenhossék, M., Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.
*1868 Metschnikoff, E., Arbeiten d. erst. Vers. d. russ. Naturforsch., Abt. f. Anat. u. Physiol.
1900 Meves, F., Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI.
1901 — Ueber die sog. wurmförmigen Samenfäden von Paludina und über ihre Entwickelung. Verh. d. Anat. Ges. auf der 15. Vers. in Bonn.
1902 — Ueber olygopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXI.
1898 Murray, J. A., Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the spermatogenesis of Pulmonata — Helix and Arion. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. XI.
1884 Nussbaum, M., Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII.
1899 — Die Entstehung des Spermatozoon aus der Spermatide bei Helix lutescens Ziegl. Anat. Anz., Bd. XVI.
1899 Peter, K., Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIII.
1885 Platner, G., Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.

1886 Platner, G., Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.
1885 — Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.
1886 — Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII.
1886 — Die Karyokinese bei den Lepidopteren. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., Bd. III, No. 10.
1889 — Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII.
1888 Prenant, A., Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La Cellule, T. IV, Fasc. 1.
1902 Prowazek, S., Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XIII.
1902 — Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. Zool. Anz., Bd. XXV.
1892 vom Rath, O., Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris (Latr.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. XL.
1895 — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVI.
1898 — Fehlen den Sexualzellen von Helix pomatia die Zentralkörper? Zool. Anz., No. 561 u. 563.
1904 Retzius, G., Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. Biol. Unters., Neue Folge, Bd. XI, No. 1, Stockholm.
1874 Schenk, S. L., Die Spermatozoen von Murex brandaris. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXX.
1903 Stephan, P., Le développement des spermies apyrènes de Cerithium vulgatum et de Nassa mutabilis. Bibliograph. anat., T. XII, Fasc. 3.
1904 Strasburger, E., Ueber Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wissensch., Bd. XVIII.
1903 Sutton, W. S., The chromosomes in heredity. Biological Bullet., Vol. IV, p. 237.
1898 Suzuki, B., Notiz über Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz., Bd. XV, 1899.
1867 v. la Valette St. George, A., Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III.
1874 — Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X.
1891 Weismann, A., Amphimixis. Jena.
1907 Wilke, G., Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris L. [Diss.] Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVII.
1905 Ziegler, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena.
1906 — Die Chromosomentheorie der Vererbung in ihrer Anwendung auf den Menschen. Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol., 3. Jahrg., 1906, p. 802.

1908 Ziegler, Die Erklärung der Mendelschen Regel. Zool. Anz., Bd. XXXIII, No. 7 u. 8.

1891 Zimmermann, K. W., Ueber den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. Anat. Gesellsch., Bd. V.

1906 Zweiger, H., Die Spermatogenese von Forficula auricularia. [Diss.] Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XLII.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

Sp Spermatogonie	*Kn* Kern der Nährzelle
N Nebenkern	*Kw* Kern der Wandzelle
Id Idiozom	*C* Centrosom
Nu Nucleolus	*gChr* großes Chromosom
Mch Mitochondrien	*Ax* Achsenfaden

Tafel 35.

Alle Figuren beziehen sich auf Helix (Tachea) nemoralis.

Fig. 1. Nährzelle mit ansitzenden jüngsten Spermatogonien.
Fig. 2. Nährzelle mit langgestreckten Spermatogonien.
Fig. 3, 4. Spermatogonien mit chromatischem Fadenwerk und zerfallendem Nebenkern (Idiozom).
Fig. 5. Spermatogonie im Synapsisstadium.
Fig. 6. Spermatogonie im Stadium des lockeren Knäuels.
Fig. 7, 8. Spermatogonien im Stadium des zerfallenen Knäuels.
Fig. 9, 10. Spermatogonien in den Prophasen der Teilung.
Fig. 11. Spermatogonie vor dem Eintritt in die Aequatorialplatte der Spindel. Man beachte an Fig. 10 u. 11 die zwei großen Chromosomen.
Fig. 12. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte, von der Polseite aus gesehen.
Fig. 13, 14. Spermatogonien im Stadium der Aequatorialplatte, von der Aequatorialseite aus gesehen.
Fig. 15. Spermatogonie in der Anaphase.
Fig. 16. Spermatogonie im Diasterstadium.

Tafel 36.

Fig. 17. Spermatogonie mit Idiozom und Spindelrestkörper.
Fig. 18. Jüngere und ältere Spermatogonien durch Zellkoppeln verbunden.
Fig. 19. Junge Spermatocyte 1. Ordnung.
Fig. 20. Spermatocyte im Stadium des lockeren Knäuels.
Fig. 21. Spermatocyte im Stadium des zerfallenden Knäuels.
Fig. 22—25. Spermatocyten mit Vierergruppenbildung.
Fig. 26. Stachlig aufgelockerte Vierergruppen.
Fig. 27. Erste Reifungsteilung, von der Aequatorialebene der Spindel her gesehen.

Tafel 37.

Fig. 28. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung, von der Polseite her gesehen.

Fig. 29. Spermatocyte 1. Ordnung, in der die Tochterchromosomen auseinanderzuweichen beginnen.

Fig. 30. Spermatocyte 1. Ordnung, in der die große Tetrade sich zu teilen beginnt.

Fig. 31. Spermatocyte 1. Ordnung, in der die große Tetrade sich geteilt hat.

Fig. 32. Diasterstadium der ersten Reifungsteilung.

Fig. 33, 34. Spindelstadium der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 35. Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung, von der Polseite gesehen.

Fig. 36. Spermatocyte 2. Ordnung im Diasterstadium.

Fig. 37. Spermatiden vor ihrer Durchschnürung. Reduzierter Faserapparat der Spindel mit Bildung einer Spindelplatte. Die rechte Hälfte der Figur ist ergänzt.

Fig. 38. Spermatide mit den beiden Centrosomen.

Fig. 39. Spermatide mit sich verdichtendem äquatorialen Spindelrest und auseinanderweichenden Centrosomen.

Tafel 38.

Fig. 40, 41. Spermatiden mit Nebenkern und Bildung des Achsenfadens. Das distale Centrosom ist ringförmig durchbohrt.

Fig. 42. Nährzelle mit Spermatiden. Das stäbchenartige proximale Centrosom hat die Kernmembran durchbohrt (Zelle b, c). Von dem ringförmig durchbohrten distalen Centrosom geht der Schwanzfaden aus (Zelle c).

Fig. 43. Langgestreckte Spermatiden mit Spitzenknöpfchen.

Fig. 44. Spermatide, die sich in das Spermatozoon umbildet, mit zahlreichen Mitochondrien.

Fig. 45. Reifende Spermatozoen mit Spitzenstück.

Fig. 46. Reifende Spermatozoen. Ausbildung der protoplasmatischen Umhüllung des Achsenfadens. Das distale Centrosom ist spurlos verschwunden.

Fig. 47. Fertige Spermatozoen.

Die Entwickelung des Schultergürtels und des Brustflossenskelettes der Forelle (Trutta fario).

Von

Dr. **Richard Vogel** aus Sonneberg S.-M.

Hierzu Tafel 39—41 und 5 Figuren im Text.

Im Sommer 1907 erschien in den Anatomischen Heften von Merkel und Bonnet eine Arbeit von Aurel von Szily (21), in welcher dem Ektoderm der Knochenfische (speziell bei Salmo Salar) die Fähigkeit zugesprochen wurde, Knochen zu erzeugen und dabei nicht nur vereinzelte Zellen, sondern ganze Zellzüge als Osteoblasten abzugeben. Dieser auffallende Vorgang sollte besonders auch in der Nähe des sekundären Schultergürtels, des Cleithrum, stattfinden.

Da diese Beobachtung, wenn sie richtig wäre, der Lehre von der Spezifität der Keimblätter zuwiderliefe, schlug mir Herr Professor Dr. H. E. Ziegler vor, eine Nachprüfung vorzunehmen und die histologischen Verhältnisse am sekundären Schultergürtel bei Forellenembryonen von neuem zu untersuchen.

Ich überzeugte mich bald, daß die Angaben von Szily nicht richtig waren und daß in den von Szily untersuchten Stadien keine Osteoblasten vom Ektoderm ihren Ursprung nehmen. Inzwischen nahm Szily selbst seine früheren Behauptungen in den wesentlichsten Punkten zurück. Ich entschloß mich aber doch, meine einmal am Schultergürtel vorgenommenen Studien fortzusetzen und vor allen Dingen auch den primären Schultergürtel in die Untersuchung hineinzuziehen. Es schien das um so wünschenswerter, als ich zur Zeit, wo ich die Arbeit begann, keine völlig befriedigende Darstellung der Entwickelung des Schultergürtels bei einem Teleosteer vorfand. Am wichtigsten erschien mir die Arbeit von Swirski (28) über die Entwickelung des Schultergürtels und der Brustflosse

beim Hecht. In neuester Zeit sind drei weitere wertvolle Arbeiten über den Schultergürtel und die Brustflosse bei Teleosteern erschienen, die von HALLER (10), von SWINNERTON (19) und von DERJUGIN (6), mit deren Resultaten ich in vielen Punkten übereinstimme.

Ich gebe zuerst einen Bericht über die Literatur, dann eine Darstellung der morphologischen Verhältnisse bei der Anlage des Schultergürtels und der Brustflosse der Forelle, mit Bemerkungen über die histogenetischen Vorgänge. Hieran schließe ich dann einen Abschnitt über die Entwickelung der Flossenstrahlen und die denselben vorhergehenden sog. Hornfäden (Elastoidinfäden).

Von einer vergleichenden Betrachtung des Schultergürtels der verschiedenen Ordnungen der Fische mußte ich absehen, da für eine solche noch zu wenige Grundlagen vorhanden sind. Ohne die zurzeit noch fehlende Kenntnis der embryologischen Entstehung des Schultergürtels und des Brustflossenskelettes von Polypterus, Amia und anderen Ganoiden sowie von Teleosteern der verschiedenen Familien läßt sich die Vergleichung nicht mit Sicherheit durchführen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor H. E. ZIEGLER, erlaube ich mir auch an dieser Stelle für den Beistand, welchen er mir im Verlaufe der ganzen Untersuchung gewährte, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Historischer Teil.

Bevor ich zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe, ist es angebracht, über die wesentlichsten Ergebnisse der früheren Arbeiten, welche den Schultergürtel der Fische behandeln, zu berichten. Ich beginne mit den Untersuchungen GEGENBAURS (9), welcher auf vergleichend-anatomischem Wege den Schultergürtel der Teleosteer auf den der Störe, und den der Ganoiden auf denjenigen der Haifische zurückzuführen suchte.

Bei letzteren bildet der Brustgürtel einen ventral geschlossenen, dicht hinter den Kiemen gelegenen knorpeligen Bogen. Die ventrale Verbindung ist ontogenetisch anfangs noch nicht vorhanden, vielmehr besteht für jede Bogenhälfte im Embryo eine gesonderte Anlage in der Nähe der Verbindung des Schultergürtels mit der freien Extremität. An jeder Bogenhälfte kann man 2 oder 3 Abschnitte unterscheiden, einen unteren, welcher die mediane Verbindung vermittelt, einen mittleren Hauptabschnitt, welcher die freie Extremität trägt, und einen bisweilen fehlenden oberen Ab-

schnitt, welcher spitz ausläuft. Der mittlere Abschnitt besitzt Gelenkhöcker für die Brustflosse; oberhalb und unterhalb der Artikulationsstelle finden sich Durchbohrungen für die Nerven der Flossenmuskeln. Diese Nervenkanäle entstehen durch Umwachsung der Nerven von seiten des Knorpels, da dieselben ursprünglich neben diesem herziehen. Denselben Vorgang werden wir später in unseren Untersuchungen über die Bildung des Schultergürtels bei der Forelle wiederfinden.

Große Veränderungen zeigt der Schultergürtel der Ganoiden durch das Auftreten knöcherner Bildungen, welche mit dem von den Selachiern ererbten knorpeligen Schultergürtel in Verbindung treten; sie bilden den sogenannten knöchernen oder „sekundären Schultergürtel".

Bei den Stören bleibt der primäre Schultergürtel zeitlebens knorpelig, aber ihm lagern sich zwei Hautknochen an, ein unterer vorderer, die „Clavicula", welche an Stelle der aufgehobenen knorpeligen Verbindung jetzt die mediane Verbindung des Schulterapparates übernimmt, und ein hinterer und oberer, das „Cleithrum", welcher dem gelenktragenden Teil des primären Schultergürtels eine Stütze bietet. Die Clavicula der Störe, welche den Teleosteern verloren gegangen ist, erhält sich nach Gegenbaur in den höheren Vertebratenklassen. Ein dritter Hautknochen verbindet sich mit dem oberen, abgegliederten Stück des knorpeligen Schultergürtels und wird als Supra-Cleithrum bezeichnet; es vermittelt den Anschluß des Schultergürtelapparates an das Cranium.

Bei Dipnoern bleibt die ventrale Verbindung der knorpeligen Schultergürtelhälften bestehen, frei von Verknöcherung bleibt auch der gelenktragende Teil; dagegen treten Clavicula und Cleithrum als voluminös entwickelte Hautknochen mit dem unteren und oberen Teil des Schultergürtels in Verbindung.

Bei den Crossopterygiern erfährt der primäre Schultergürtel eine beträchtliche Reduktion, er bleibt aber entweder noch ganz knorpelig oder enthält zwei Ossifikationen (Scapula und Coracoid). Die mediane Verbindung wird durch die Clavicula hergestellt; die über ihnen liegenden, mächtig entwickelten Cleithra berühren sich auch beinahe in der Mittellinie (Polypterus).

Vom primären Schultergürtel beibt bei Knochenganoiden und Teleosteern meist nur noch ein kleiner Teil knorpelig, der andere ossifiziert, wie bei Polypterus. Die ventrale Verbindung geschieht durch die schon bei den Crossopterygiern mächtig entwickelten

Cleithra. Hierdurch erklärt sich das Verschwinden der Clavicula, diese ist nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisbar.

Das Cleithrum ist der größte paarige Knochen bei Knochenganoiden und Teleosteern. Es trägt den Rest des primären Schultergürtels, welcher bei Amia noch ganz knorpelig ist, bei Polypterus aber bereits 2 Verknöcherungen aufweist, die auch bei den Teleosteern erhalten bleiben und als Scapula und Coracoid gedeutet werden. Bei einem Teil der Physostomen verknöchert noch ein drittes Stück, das sog. Spangenstück.

Die Scapula hat meist eine Oeffnung für Nerv und Blutgefäß. Das Coracoid ist sehr mannigfaltig ausgebildet. Beide Knochen nehmen an der Verbindung mit den freien Gliedmaßen teil, jedoch fällt der größere Anteil an der Artikulation der Scapula zu, das Coracoid beteiligt sich häufig gar nicht daran.

Das Coracoid übernimmt hingegen in einigen Gattungen die mediane Verbindung und ersetzt somit zum Teil die Funktion des Cleithrum. Es wiederholt also hier der auf Scapula und Coracoid reduzierte primäre Schultergürtel durch das Coracoid die früher bei Selachiern durch den ventralen Abschnitt des Knorpelbogens bewirkte Verbindung.

Bei Ableitung der Brustflosse der Fische geht Gegenbaur vom Archipterygium aus, aus diesem leitet er zunächst die Brustflosse der Selachier ab mit ihren am Schultergürtel artikulierenden Basalstücken, Pro-, Meso- und Metapterygium. Letzteres ist nach Gegenbaur das phylogenetisch älteste Basalstück, es trägt die meisten Radien, welche oft biserial angeordet sind (Archipterygium); es erhält sich auch bei Ganoiden und Teleosteern. Durch Auftreten des Knochengewebes wird die knorpelige Brustflosse der Ganoiden gegenüber der der Haie erheblich reduziert. Bei Stören ist noch ein engerer Anschluß an letztere zu bemerken, indem noch Meso- und Metapterygium vorhanden sind. Bei Amia bleibt noch ein knorpeliges Metapterygium mit einzeiligem knöchernen Radienbesatz, auch dieses verknöchert bei Lepidosteus. Es trägt aber bei diesem nur noch einen Radius und übertrifft selbst die anderen Radien nicht an Größe. Die Abnahme des Knorpelskelettes der Brustflosse wird kompensiert durch Entwickelung der knöchernen Flossenstrahlen. Von diesen erlangt meist der äußerste eine mächtige Ausbildung, er verbindet sich bei Stören mit dem Rest des Mesopterygiums, bei Amia und Lepidosteus schließt er denselben in seiner Basis ein und artikuliert dadurch unmittelbar mit dem Schultergürtel.

Bei den Teleosteern bleiben 3—8, meist 5 Radien erhalten, die außer dem vom Hauptstrahl aufgenommenen äußersten Radius direkt mit dem primären Schultergürtel artikulieren. Den innersten, meist auch längsten Radius betrachtet GEGENBAUR als ein Homologon des Metapterygium. Zwischen den Radien und den Flossenstrahlen schieben sich noch eine oder zwei Reihen kleiner Knorpelstücke ein. Während bei den Physostomen die Radien noch dieselbe Form wie bei Knochenganoiden wahren, werden sie in anderen Unterordnungen der Knochenfische zu plattenförmigen Gebilden umgewandelt, welche durch feste Verbindung mit dem Schultergürtel ihre Selbständigkeit einbüßen.

Nachdem GEGENBAUR durch Vergleichung der ausgebildeten Skelettstücke den Schultergürtel und die Brustflossen der Teleosteer auf die entsprechenden Teile der niederen Fische zurückgeführt hatte, suchte man durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchung weitere Beweise für diese Anschauungen zu finden. Die erste Arbeit, die in diesem Sinne unternommen wurde, ist die von SWIRSKI (20) aus dem Jahre 1880. Dieselbe bezieht sich auf Esox lucius.

Als erste Anlagen der Extremitäten entstehen zunächst paarige Ektodermfalten; in diesen differenziert sich je eine Zellsäule, welche die Grundlage für das Knorpelskelett des Schultergürtels und der freien Flosse abgibt. Und zwar entsteht aus dem proximalen Abschnitt der Schultergürtel, aus dem distalen bilden sich die Radien und die äußersten kleinen Knorpelstücke. Der Prozeß der Verknorpelung schreitet von innen nach außen fort. Weiter nimmt SWIRSKI an, daß sich am proximalen Teil 3 Teile differenzieren, die er als Pars scapularis, coracoidea und procoracoidea bezeichnet. Ueber die Art der Entstehung dieser 3 Teile kommt man wegen der ungenügenden Abbildungen und der etwas verworrenen Schilderung nicht recht ins klare. Jedenfalls wird das ursprünglich umfangreiche, nach hinten gerichtete Stück, das Coracoid, später reduziert und von dem Procoracoid an Größe überflügelt. In letzterem erblickt SWIRSKI einen Neuerwerb der Teleosteer, während er in dem Coracoid den von den Selachiern ererbten Teil des Schultergürtels erblickt, welchem ursprünglich die mediane Verbindung zukam.

Aus dem distalen Teil der anfangs einheitlichen Skelettanlage entwickeln sich durch eine Art Einschmelzungsprozeß zunächst die Radien und später die äußersten Knorpelstücke, welche in 2 Reihen angeordnet sind.

Die Arbeit von SWIRSKI, aus welcher ich hier nur die haupt-

sächlichsten Ergebnisse anführe, ist von WIEDERSHEIM (22) einer eingehenden und berechtigten Kritik unterzogen worden; ich gehe nun zur Besprechung des wichtigen WIEDERSHEIMschen Werkes, „Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere“ etc. über, werde aber nur den Teil berücksichtigen, welcher von der Entwickelungsgeschichte des Schultergürtels und der Brustflosse der Teleosteer[1]) handelt.

WIEDERSHEIM bestätigt zunächst die Einheitlichkeit der Skelettanlage, aus welcher Schultergürtel und knorpeliger Teil der Brustflosse entstehen; er bestreitet dann aber die Annahme anderer Forscher, daß Muskelknospen direkt in die Brustflossenfalte eindringen. Weiter erwähnt er, daß, bevor die an der Peripherie beginnende Verknorpelung der Extremitätenplatte auch die Rumpfpartie ergreift, bereits die Ossifikationen beginnen. Nachdem er über deren Beziehung zum Knorpel gesprochen hat, geht er zur Betrachtung der vom primären Schultergürtel gebildeten Fortsätze über. Er unterscheidet deren zwei, einen längeren, nach hinten gerichteten, das Coracoid SWIRSKIS, und einen nach vorn gerichteten kürzeren, dessen Procoracoid. Während aber nach SWIRSKI sich das letztere weit nach vorn erstreckt, das Pericardium umschließend, wird nach WIEDERSHEIM der vordere Teil des Schultergürtels nicht durch einen selbständigen Abschnitt, sondern durch ein gesamtes Auswachsen der Schulterplatte nach vorn gebildet (p. 178 u. 179). Er nennt den vorderen Abschnitt, das Procoracoid SWIRSKIS, „Pars coracoidea“, da er „sowohl im topographischen als im morphologischen Sinne alle Bedingungen einer solchen erfüllt“. In dem nach hinten gerichteten Fortsatz hingegen, dem Coracoid SWIRSKIS, erblickt er einen Neuerwerb der Teleosteer, da derselbe weder bei Sturionen noch bei Amphibien ein Homologon besitzt. Nachdem er dann die drei im Schultergürtel befindlichen Nerven- bezw. Blutkanäle beschrieben und deren Homologie mit denen des Störs betont hat, wendet er sich zur Bildung der knorpeligen Teile der Brustflosse. Er stellt fest, daß die medianwärts liegenden Radien sich früher differenzieren als der nach außen liegende kurze aber dicke Radius, welcher den Hauptstrahl trägt, und daß die Radien früher an der Peripherie differenziert sind als proximalwärts.

Die Arbeit von WIEDERSHEIM bildete für längere Zeit den

1) Die embryologischen Untersuchungen WIEDERSHEIMS beziehen sich auf verschiedene Species, auch auf Esox lucius.

Abschluß, bis 1905 die beachtenswerte Arbeit von HALLER (10) erschien. Leider wurde mir dieselbe erst bekannt, nachdem meine eigenen Untersuchungen schon weit gediehen waren. Trotzdem beschloß ich, meine Arbeiten fortzusetzen, da ich einmal von jüngeren Stadien als HALLER ausging (dessen Untersuchungen erst dort einsetzen, wo der Knorpel schon vollständig differenziert ist und die Radien bereits abgegliedert sind) und andererseits HALLERS neue Gesichtspunkte zu weiteren Studien anregten.

Die wichtigsten Ergebnisse seiner Arbeit sind folgende: Auf Grund der Ontogenese bei Salmo hält er die Scapula für ein dem primären Schultergürtel ursprünglich fremdes Gebilde, das höchstwahrscheinlich einem Basale entspricht. Das Coracoid der Teleosteer sieht er mit GEGENBAUR als ein neu erworbenes Skelettstück an; als den „einzigen Rest vom primären Schultergürtel" betrachtet er „den Knorpel am ventralen Ende des Coracoides". Hinsichtlich des sekundären Skelettes des Schultergürtels leitet er das Cleithrum von der Supracleithralanlage ab.

Als ich im Begriff war, meine Arbeit abzuschließen, erschien noch eine Abhandlung über den Schultergürtel der Teleosteer: „Entwickelung der Brustflosse und des Schultergürtels bei Exocoetus volitans" von K. DERJUGIN (6). Die Arbeit zerfällt in zwei Abschnitte, deren erster die Bildung der somatopleuralen Verdickung, die Bildung der Ektodermfalte und der Muskelknospen in der Brustflosse von Exocoetus betrifft. Auf diesen ersten Teil will ich nicht näher eingehen; ich will nur erwähnen, daß DERJUGIN auch die Bildung der Muskelknospen aus den Urwirbeln behandelt und das Eindringen dieser Muskelknospen in die Ektodermfalte zur Bildung der Flossenmuskulatur beschreibt und abbildet[1]).

---

1) DERJUGIN steht hier im Widerspruch zu HARRISON (11), welcher annimmt, daß die den Urwirbeln 2, 3 und 4 entstammenden ventralen Fortsätze den Musc. coraco-hyoideus liefern; der Fortsatz des 1. Urwirbels liefert nach ihm nur Mesenchym, der des Urwirbels 6 und der folgenden Bauchmuskulatur; das Schicksal des 5. Urwirbelfortsatzes ist ihm fremd geblieben. Jedenfalls bestreitet HARRISON, daß die Urwirbelfortsätze Muskelknospen für die Brustflossenmuskulatur abgeben. Diese differenziert sich nach ihm in der Ektodermfalte aus indifferentem Mesenchym. Dagegen steht die Beobachtung DERJUGINS im Einklang mit der schon vor HARRISONS Arbeit veröffentlichten Abhandlung CORNINGS (5), in welcher dargelegt wird, daß der 2., 3., 4., 5. und 6. Urwirbel Muskelknospen bilden, welche die Flossenmuskulatur liefern.

Die Bildungselemente des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse führt Derjugin auf die Wucherung der Somatopleura zurück. Aus der Extremitätenplatte differenzieren sich, wie auch schon die vorher angeführten Autoren erkannt hatten, Scapula, Coracoid und die Radien; aus den übrigen Bindegewebszellen Horn- und Flossenstrahlen. Der äußerste kurze Radius entsteht in einer Knorpelmasse mit der Scapula, er verwächst sekundär mit dieser, so daß nur 4 Radien bleiben. Cleithrum und Supracleithrum entwickeln sich unabhängig voneinander.

Durch Derjugins Arbeit wurde ich schließlich noch auf eine etwas vor dieser erschienene Abhandlung von H. H. Swinnerton gelenkt: A Contribution to the Morphology and Development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans. Dieselbe bezieht sich auf Salmo salar und Gasterosteus aculeatus. Auf Grund seiner Untersuchungen unterscheidet Swinnerton (19) scharf zwischen Teleosteern mit „Mesocoracoid" (Spangenstück Gegenbaurs) und Teleosteern ohne solches. Er glaubt, daß letztere nicht von Teleosteern mit Stangenstück abzuleiten seien. Hinsichtlich des embryonalen Processus posticus der Teleosteer kommt er zu dem Schlusse, daß derselbe dem Metapterygium der Störe und Haie homolog ist, während bekanntlich Gegenbaur in Ermangelung anderer sicherer Anhaltspunkte den innersten Radius als dessen Homologon ansah.

Material und Methoden.

Ich benutzte zu meinen Untersuchungen Forellenembryonen (Trutta fario). Die Eier bezog ich aus drei Quellen. Den ersten Satz erhielt ich von Herrn Oberförster a. D. Rühm in Scheibe, dem ich auch an dieser Stelle für sein freundliches Entgegenkommen meinen Dank ausspreche. Den zweiten Satz holte ich mir persönlich von der Firma Klopfleisch in Bad Sulza. Die letzten Eier und die später verarbeiteten größeren Tiere bezog ich von C. Arens Nachf., Inh. Max Kutta, Cleysingen bei Ellrich a/H. Ich verfehle nicht, allen, die Salmonideneier zu embryologischen Studien benützen wollen, diese Firma als gewissenhaft und preiswert liefernd zu empfehlen.

Zum Zwecke der Züchtung hatte ich mir im Erdgeschoß des Zoologischen Institutes eine kleine Anlage hergerichtet. Diese bestand in weiter nichts als in mehreren terrassenförmig übereinander

gestellten Glasschalen, auf deren Boden die Eier ruhten. Die oberste Schale empfing unmittelbar aus der Wasserleitung einen beständigen, gleichmäßigen Zufluß; das überfließende Wasser wurde auf die nächsttiefere Schale geleitet und so fort. Da die Temperatur des Wassers und der Kellerluft während meiner Züchtung keinen großen Schwankungen unterworfen war, entwickelten sich die eingesetzten Embryonen gleichmäßig. Die absterbenden Eier wurden sorgfältig entfernt. Die Zeit meiner Züchtung währte von Anfang Dezember 1907 bis Anfang Mai 1908. Meine ältesten Embryonen waren 117 Tage alt und 2,5 cm lang; bei ihnen war der Dottersack bis auf geringe Spuren ganz resorbiert (sie fraßen schon seit einiger Zeit Daphnien).

Zur Vergleichung hatte ich mir alle Stadien vom 35. bis 117. Tage nach der Befruchtung mit durchschnittlich 3-tägigen Lücken konserviert.

Um das Entwickelungsstadium des Embryo zu bezeichnen, wurde überall dessen Länge in Millimetern angegeben, da ja bekanntlich das Tempo der Entwickelung von der Temperatur des umgebenden Mediums abhängt und zwei Embryonen von gleichem Alter unter verschiedener Temperatur ganz verschieden entwickelt sind.

Außer der Forelle benutzte ich zu meinen Arbeiten noch junge Weißfische (Leuciscus rutilus), welche ich mir in den verschiedensten Stadien aus der Saale fing.

Ueber die angewandten Methoden bemerke ich folgendes. Flächenpräparate wurden bei jungen Embryonen hergestellt, um eine Uebersicht über die Lage der Brustflosse und des Schultergürtels zu den Nachbarorganen zu erhalten. Die in schwacher Chromsäure oder Sublimat fixierten Tiere wurden mit Boraxkarmin gefärbt, mit Alkohol gehärtet und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Um ein Skelett der Brustflosse und des Schultergürtels kleiner Forellen zu erhalten, wurde der vordere Abschnitt des mit Sublimat fixierten und mit Alkohol gehärteten Tieres zunächst in laues Wasser gebracht und hier von der Epidermis, Muskulatur etc. befreit. Nachdem dann Schultergürtel samt Brustflosse herauspräpariert waren, kamen sie auf mehrere Tage in ca. 4-proz. Kalilauge, darauf wieder in laues Wasser. Hier wurden sie mit Pinsel und Pinzette gereinigt, bis die einzelnen Skelettstücke alle deutlich sichtbar wurden. Darauf wurde das Skelett in Boraxkarmin gefärbt, entwässert und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Schließlich habe ich noch die für die Schnittmethode angewandten Fixierungs- und Färbungsflüssigkeiten zu erwähnen.

Die jüngsten Stadien fixierte ich nach der von Ziegler angegebenen Chromsäuremethode (s. Ziegler, Vergl. Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Teleosteer, Jena 1902, p. 2).

Für etwas ältere Stadien, in welchen die Embryonen schon lebhafte Bewegungen ausführen, benutzte ich die von Virchow und Kopsch ausgearbeitete Methode (Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI, 1898, p. 184). Nach dieser werden die Embryonen mit Chromessigsäure (Chroms. 2 g, Aqua dest. 900 ccm, Acid. acet. glac. 100 ccm) vorfixiert; darauf gelangen sie auf kurze Zeit in 2 ‰ Chromsäurelösung, werden in 0,7—1,0-proz. Kochsalzlösung abgespült und nochmals in ein Fixierungsmittel gebracht, als solches wählte ich konzentrierte wässerige Sublimatlösung. Nachdem die Objekte hierin ca. 2 Stunden verweilt hatten, wurden sie mit destilliertem Wasser abgespült, in Jod-Alkohol gebracht, in steigender Alkoholreihe gehärtet, in Xylol übergeführt und in Paraffin eingeschlossen. Ich möchte bei dieser Gelegenheit dringend raten, die Objekte (wenigstens nach obiger Fixierung) in Paraffin aufzubewahren und nicht etwa in Zedernholzöl (wenigstens nicht mehrere Monate), da sie in demselben die Epidermis verlieren und in bezug auf die Gewebe leiden.

Aeltere Tiere mit schon weit vorgeschrittener Knochenbildung wurden zuvor in 35-proz. Alkohol + 3-proz. Salpetersäure entkalkt. Die Säure wurde in fließendem Wasser ausgewaschen.

Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämatoxylin-Ammoniumrubinpikrat oder mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Die erstgenannte Doppelfärbung verdient den Vorzug, da sie besonders schön den durch Hämotoxylin blau gefärbten Knorpel gegen die durch Ammoniumrubinpikrat intensiv rot gefärbten Knochen hervorhebt.

Die letztgenannte Doppelfärbung bewährte sich auch zur Sichtbarmachung der Hornfäden, welche durch Bleu de Lyon einen prachtvollen hellblauen Seidenglanz annahmen und mit großer Deutlichkeit sich von der Umgebung abhoben.

Die Dicke der Schnitte schwankte je nach Alter des Embryo und anderen Beweggründen zwischen 7 und 30 μ. Die Schnitte wurden in allen 3 Dimensionen geführt, jedoch wurden meist Querschnitte vorgezogen.

Da es oft unmöglich war, sich nach den Schnitten eine klare körperliche Vorstellung von dem Schultergürtel mit seinen Fortsätzen und Löchern zu machen, sah ich mich genötigt, Platten-

modelle herzustellen. Sehr zu statten kam mir hierbei die langjährige Erfahrung des Herrn Prof. Ziegler, welcher mir bei der zwar etwas mühsamen aber fruchtbringenden Arbeit mit Rat und Tat behilflich war. Es wurden so 3 Modelle hergestellt, 2 jüngere, bei welchen der primäre Schultergürtel noch ganz knorpelig ist, und ein späteres, bei welchem schon einige Teile desselben verknöchert waren.

Der Schultergürtel des Lachses im ausgebildeten Zustande.

Zum leichteren Verständnis des entwickelungsgeschichtlichen Teiles ist es wohl angebracht, erst einmal die ausgebildete Form ins Auge zu fassen und deren einzelne Teile kurz zu beschreiben und zu bezeichnen. Auf Fig. 1 (Taf. 41) wurde in nat. Größe der rechtsseitige Schultergürtel eines ausgewachsenen Lachses abgebildet, der in allen wesentlichen Punkten mit dem der Forelle übereinstimmt. Das Cleithrum wurde in der Zeichnung weggelassen.

Wir erkennen 3 Hauptteile an dem Gebilde, erstens die Grundplatte *(P)* oder sogenannte Scapula, welche die Radien trägt und in ihrer Mitte die große Nerven- und Blutgefäßöffnung für die ventrale Flossenmuskulatur besitzt. Die Grundplatte ist verknöchert, aber am medialen und vorderen Rande noch knorpelig. An die Grundplatte schließt sich in ihrem ventralen Rande das Coracoidstück an. Dieses ist schief nach unten und nach vorn gerichtet und stellt ein pflugscharähnliches Gebilde dar mit zwei breiten Knochenlamellen (Lamina coracoidea), von denen die innere große Durchbrechungen aufweist und nach hinten in einem spitzen Fortsatz ausläuft. Nur an dem Vorderende des Processus coracoideus findet sich noch Knorpel (Fig. 1).

Der dritte Teil ist das Spangenstück *(Sp, St)*, welches sich nur bei einem Teil der Physostomen findet. Es bildet einen knöchernen Bogen, welcher einerseits durch eine schwache Spange mit dem cleithralen Rand der Grundplatte verbunden ist, andererseits durch eine breite Basis mit dem Coracoidteil zusammenhängt; hier besteht eine Strecke weit eine knorpelige Verbindung (Fig. 1). Außerdem besitzt das Spangenstück noch einen nach oben gerichteten und mit dem Cleithrum zusammenhängenden Fortsatz.

Vergleichen wir den ausgebildeten Schultergürtel der Forelle und anderer Teleosteer mit dem der Haie und Ganoiden, so ist es kaum möglich, ohne weiteres die verschiedenen Formen auf-

einander zu beziehen. Hingegen können wir dies leichter tun, wenn wir die Ontogenese des Schultergürtels zu Hilfe nehmen, während welcher sich primitivere Zustände zeigen. Ich gehe zur Beschreibung der Entwickelung des Schultergürtels der Forelle über.

Die Entwickelung des Schultergürtels der Forelle.

1. Stadium. Länge des Embryo 1 cm.

Dieses Stadium verdient unsere besondere Beachtung nach zwei Richtungen hin, einmal, weil sich in ihm die Vorknorpelanlage der vorderen Extremität in ihre zwei Hauptstücke, die eigentliche Schultergürtelanlage und die knorpelige Skelettanlage der Flosse zu sondern anfängt, dann, weil in ihm bereits die Bildung von Deckknochen beginnt, welche teils frei im Bindegewebe nahe an der Epidermis, teils nahe den knorpeligen Skeletteilen vor sich geht.

Ueber die histologische Differenzierung in diesem Stadium bemerke ich folgendes. Die Epidermis ist teils einschichtig, teils zweischichtig; es sind bereits Schleimzellen in ihr gebildet und außen liegt die aus vereinzelten abgeplatteten Zellen bestehende „Hornschicht". In der vorderen Extremitätenanlage sind die Muskelbildungszellen im Begriff, die kontraktile Substanz auszuscheiden, hier und dort ist schon die Querstreifung zu erkennen. Die Ausbildung der Brustflossenmuskeln erfolgt erheblich später als die der Rumpfmuskeln (Myotome), und die Flossenstrahlen, an welche sie sich ansetzen, sind in diesem Stadium erst in dem Anfange ihrer Entwickelung.

Deutlich konnte ich ferner schon einen Nerven nachweisen, welcher die Abduktoren der Brustflosse versorgt und von welchem noch später die Rede sein wird.

Die Blutgefäße sind erst spärlich vorhanden und noch nicht stark verzweigt, wenigstens wenn wir sie mit denen vom Stadium 1,5 cm vergleichen.

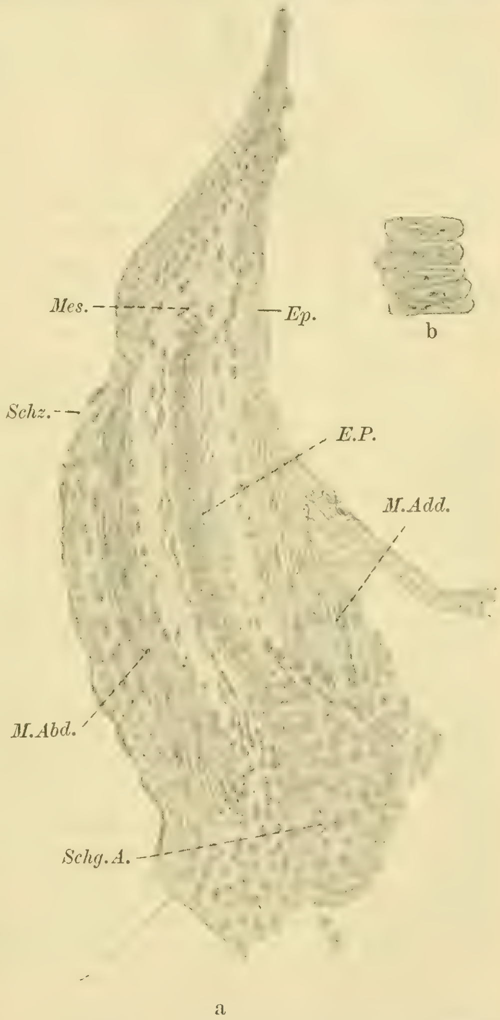
Der Knorpel des Schultergürtels befindet sich noch im Zustande des sogenannten Vorknorpels.

Nunmehr wenden wir uns der genaueren Betrachtung der Skelettanlage der vorderen Extremität zu. Obwohl Swirski bei Esox lucius den primären Schultergürtel schon ziemlich eingehend beschrieben hat, muß ich dessen Bildung hier noch einmal bei der Forelle besprechen, da ich auch die Entwickelung des sekun-

dären Schultergürtels verfolgen will und auch sonst verschiedene nicht unwesentliche Ergänzungen hinzuzufügen habe.

Auf einem Querschnitt durch die Mitte der Brustflossenanlage bietet sich uns ein Bild, wie es Textfig. 1 a und Fig. f (Taf. 39) zeigt.

In der Mitte der Epidermisfalte liegt ein etwa keulenförmiger Zellkomplex; der schmälere aber längere Teil desselben ragt weit in die Mitte der Falte hinein, der dickere Teil liegt am Grunde der Flossenanlage. Das erwähnte Gebilde stellt in seinem distalen Abschnitt die Anlage der knorpeligen Teile der Brustflosse, in seinem proximalen Abschnitt die Anlage des primären Schultergürtels vor. Die Knorpelmasse ist rings von Mesenchymzellen eingefaßt, welche mit ihrer Längsachse meist parallel zu dem Rande stehen und welche später das Perichondrium liefern. Zwischen den zuletzt erwähnten Mesenchymzellen und der Epidermis liegen nach innen die Adduktoren, nach außen die Abduktoren der Brustflosse. Die distalen Enden der Muskeln grenzen hart an



Textfig. 1 a. Querschnitt durch die Mitte der Schultergürtel- und Brustflossenskelettanlage einer 1 cm langen Forelle. *Ep.* Epidermis, *Mes.* Mesenchym, *E.P.* Extremitätenplatte, *Schg.A.* Schultergürtelanlage, *M.Abd.* Musculus Abductor, *M.Add.* Musculus Adductor, *Schz.* Schleimzellen. Zeiß Obj. D, Ok. 2, T. 0, Abbe. Textfig. 1 b. Zellen der Extremitätenplatte, stärker vergr. Zeiß Hom. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 4, T. 16 Abbe.

die Epidermis, und zwar an jener Stelle, die mit dem Ende des Knorpelstabes etwa auf einer Höhe liegt und oberhalb welcher später die Bildung der Flossenstrahlen vor sich gehen wird. Die proximalen Enden der Flossenmuskulatur andererseits suchen Anschluß an Teile des primären und sekundären Schultergürtels. Auf Fig. f (Taf. 39) treten die Muskelfaserenden der Adduktoren bereits mit den um den primären Schultergürtel gelagerten Mesenchymzellen in Verbindung.

Nachdem wir nun die Lage und Umgebung der Skelettanlage der Vorderextremität betrachtet haben, wollen wir jetzt deren histologischen Bau eingehender untersuchen.

Die Zellen des distalen Teiles besitzen eine stark abgeplattete Form (Textfig. 1a u. b), die des proximalen eine mehr rundliche; die Zellkerne sind sehr chromatinreich, ihre Form ist meist der der zugehörigen Zelle ähnlich.

Sehr interessant und von den Autoren wenig beachtet ist die Anordnung der Zellen des distalen stabförmigen Teiles. Dieselben liegen nämlich, wenigstens im oberen Teile des Stabes, auf Querschnitten alle übereinander (nie liegen 2 nebeneinander), und zwar nehmen sie von der Spitze der Falte zu deren Basis hin kontinuierlich an Breite zu infolge einer beständigen Zunahme des Protoplasmas [1]). Die am höchsten liegenden Zellen sind fast ganz vom Kern erfüllt, sie erscheinen infolgedessen bei Hämatoxylinfärbung sehr dunkel und sind den benachbarten Mesenchymzellen ähnlich. Es liegt daher die Annahme nahe, daß die Bildung des Knorpelstabes durch sukzessive Auflagerung von Mesenchymzellen von oben her erfolgt. Die an der Basis des Knorpelstabes liegenden Zellen der Skelettanlage wären demnach die ältesten Knorpelzellen; sie besitzen auch das reichlichste Protoplasma. Letzteres färbt sich bei Hämatoxylin-Ammonrubinpikratfärbung schwach lila, ebenso ist bei dieser Färbungsmethode später die jüngste ausgeschiedene Zwischensubstanz gefärbt, während auf späteren Stadien das Plasma hell erscheint wie das der Epidermiszellen.

Der soeben besprochene Querschnitt war etwa durch die Mitte der Extremitätenfalte gelegt. Große Veränderungen treten uns nun entgegen, sowohl wenn wir von diesem Schnitt kaudalwärts, als wenn wir kopfwärts vorgehen. Betrachten wir zunächst die

---

1) Im vorderen Teil der Extremitätenplatte ist die Anordnung der Zellen keine so regelmäßige; vielmehr liegen hier die Zellen ziemlich regellos nebeneinander; sie sind hier auch nicht so stark abgeplattet, sondern vielfach rundlich.

kaudalwärts gelegenen Schnitte, so fällt uns eine schnelle Verminderung des proximalen Teiles der Skelettanlage auf, so daß bald nur noch der Knorpelstab mit seinen abgeplatteten Zellen übrig bleibt. Dieser wird zwar bei jedem Schnitt rückwärts schmäler, bleibt aber auch dann noch sichtbar, wenn die Extremitätenfalte auf den Querschnitten nicht mehr im Zusammenhange mit dem übrigen Körper steht, sondern isoliert getroffen wird (Fig. g, Taf. 39). Am oberen und unteren Ende des Knorpelstabes ist je ein Blutgefäß zu erkennen, das obere und größere verdient unsere besondere Aufmerksamkeit, da wir es in allen späteren Stadien wiederfinden und es zur Orientierung benutzen werden. Es liegt später in einer Oeffnung des 1. Radius (Randradius) und verläuft dann an der Basis der Knochenstrahlen, zwischen je zwei der letzteren ein Seitengefäß abgebend. Den distalen Teil der Extremitätenfalte, welcher keine Knorpelanlage enthält, sehen wir mit Mesenchymzellen erfüllt, welche in der Mitte zerstreut liegen und mit Ausläufern versehen sind, während hart an die Epidermis grenzend und mit dieser parallel laufend eine einschichtige epithelartig angeordnete Lage von Mesenchymzellen zu erkennen ist. Letztere zeichnen sich außerdem von den verästelten Zellen durch ihre meist kubische Form, ihre dunklere Kernfärbung und größeren Protoplasmagehalt aus. Vorausschickend will ich schon hier bemerken, daß die besprochene Zellenlage mit der Bildung der Flossenstrahlen in Beziehung steht[1]).

Im vorliegenden Stadium erstreckt sich die Knorpelplatte, welche später die knorpeligen Teile des Brustflossenskelettes liefert, durch den größten Teil der Extremitätenfalte, während in der weiteren Entwickelung der Flossensaum erheblich wächst und folglich die Knorpelanlage nur noch im basalen Teil der Flosse zu finden ist. Man wird dieser Tatsache mit Recht phyletische Bedeutung beilegen.

Wenden wir uns noch einmal der Anlage des Schultergürtels zu. Verfolgen wir von dem Schnitt an, von welchem wir ausgingen (Fig. f, Taf. 39), die Schnitte kopfwärts, so bemerken wir, daß

1) Die von Harrison beschriebenen Körnchen, welche im Inneren der Zellen der erwähnten Zellschicht vorkommen sollen, dann nach der Epidermis zu ausgeschieden werden und, in eine homogene Masse eingebettet, die Grundlage der Flossenstrahlen bilden, konnte ich in diesem Stadium nicht finden, vielleicht infolge der durch das Hämatoxylin bewirkten intensiven Färbung. Hingegen konnte ich überall gegen die Epidermis das Vorhandensein einer scharf abgegrenzten Basalmembran feststellen.

der proximale Abschnitt der Skelettanlage der vorderen Extremität etwas tiefer sinkt, und daß sich zwischen ihm und dem Knorpelstab immer mehr Mesenchymzellen eindrängen, bis schließlich, wie Fig. e (Taf. 39) zeigt, beide Abschnitte ganz getrennt sind. Aus diesem unteren Abschnitt wird die medianwärts wachsende Spange des Schultergürtels, das Coracoid[1]). Auf Fig. e (Taf. 39) sehen wir die Abduktoren mit diesem unteren Abschnitt in Verbindung treten, welche jetzt in ihrer vollen Länge getroffen werden, während von den Adduktoren nur noch wenig sichtbar ist. Diese verschwinden (3 Schnitte à 10 μ) weiter nach vorn, wie Fig. d (Taf. 39) zeigt, vollständig. In Form und Lage der beiden knorpeligen Bestandteile hat sich sonst nichts geändert, nur haben sie an Volumen abgenommen.

Weit mehr nimmt ein Nerv unser Interesse in Anspruch, welcher, obgleich noch schwach entwickelt, so doch deutlich zu erkennen ist. Er tritt zwischen einem Myotom einerseits, der Chorda und der Aorta descendens andererseits hervor, biegt dann fast rechtwinklig nach außen um und verläuft dann zwischen den beiden knorpeligen Skeletteilen der Extremität hindurch in dem proximalen Teile der Abduktoren. Zwar liegt der Nerv näher dem distalen Teile des Knorpelstabes, aber er liegt noch vollkommen frei im Bindegewebe, während er später vom Knorpel umwachsen wird. Es ist dieses Verhältnis ebenso bei den Selachiern[2]), bei welchen ebenfalls die Flossenmuskelnerven ursprünglich neben dem Knorpel her verlaufen und erst später durch Umwachsung in denselben aufgenommen werden.

Außer dem Nerven lenkt auf dem durch Fig. d (Taf. 39) wiedergegebenen Schnitt noch eine dichte Ansammlung von Mesenchymzellen unsere Aufmerksamkeit auf sich, welche sich unterhalb der Seitenlinie zwischen der Epidermis und einem großen Blutgefäß fast senkrecht nach unten erstreckt. Einige Schnitte weiter nach vorn erklärt sich diese Erscheinung, es zeigt sich nämlich, daß jene zusammengedrängten Mesenchymzellen mit der Bildung von Knochen im Zusammenhang stehen. Wir erkennen in der Mitte des Zellhaufens einen bei schwacher Vergrößerung homogenen, bei sehr starker Vergrößerung feinfaserig erscheinenden, intensiv gefärbten Streifen, um welchen eine meist einschichtige, epithelartig angeordnete Zellenlage gelagert ist. Die Zellen verraten ihren

1) Procoracoid nach Swirski, Pars coracoidea nach Wiedersheim.
2) Gegenbaur, Vergl. Anat., Bd. I, p. 468.

Charakter als Osteoblasten dadurch, daß sie alle nach dem homogenen Streifen zu Knochenbildungssubstanz ausscheiden. Die ganze Anlage ist von indifferentem Mesenchym umgeben (Fig. c, Taf. 39). Die besprochene Knochenlamelle erstreckt sich bis zu dem unteren Ende der Knorpelplatte herab, welche hier im Verschwinden begriffen ist. Auch von dem in die Tiefe gerückten knorpeligen Fortsatz des primären Schultergürtels selbst ist nichts mehr vorhanden, es ist aber noch ein sich diesem anschließender mesenchymatischer ovaler Zellkomplex sichtbar. Dieser enthält in der Mitte eine Osteoblastenschicht mit innerer Knochenlamelle, deren Längsachse mit der der oberen, vorhin besprochenen Knochenlamelle zusammenfällt. Verfolgen wir die Schnitte etwas weiter nach vorn, so sehen wir, daß die beiden Knochenlamellen sich einander nähern (Fig. b, Taf. 39) und schließlich an der Basis der Epidermisfalte ineinander übergehen (Fig. a, Taf. 39), mithin ein zusammenhängendes Gebilde, nämlich die Anfänge des Gegenbaurschen Cleithrum, vorstellen. Da die früheren Autoren über die zeitliche Bildung des Cleithrums nur ganz allgemein angeben, daß es „sehr früh" angelegt wird, halte ich es nicht für überflüssig, zu betonen, daß dessen Anlage so früh erfolgt, noch ehe sich echter Knorpel gebildet hat. Die Bildung des Knochens muß nach meinen Befunden bei ca. 8—9 mm langen Tieren einsetzen, da ich bei 7 mm langen noch keine Spur von Knochenbildung, bei 9 mm langen dagegen die ersten Anfänge derselben fand. Beachtenswert ist ferner, daß sich die Cleithrumanlage in ihrem unteren Teil bereits an den vorknorpeligen Schultergürtel anlehnt. Aus all diesem geht hervor, daß wir in der Bildung des Cleithrum einen cänogenetischen Vorgang zu erblicken haben, bei welchem durch frühere Differenzierung des neuerworbenen, vorteilhafteren Knochengewebes die Entwickelung des Knorpels unterdrückt wird.

Nach der Vereinigung der beiden Knochenleisten zu einer erstreckt sich diese noch ein Stück nach vorn. Der untere Teil der Knochenlamelle erstreckt sich bereits ziemlich weit nach vorn (Fig. b, Taf. 39), er verbindet sich später mit dem entsprechenden Stück der anderen Seite in der Medianlinie; dies tritt aber erst bei ca. 2,5 cm langen Tieren ein, bei welchen der Schultergürtel sich bereits der definitiven Form beträchtlich genähert hat.

Die Supracleithra sind noch nicht angelegt, wir werden sie erst im nächsten Stadium (1,5 cm) finden. Auch sonst fand ich im Körper noch nirgends Knochensubstanz ausgeschieden, sondern

nur Anhäufungen von Mesenchymzellen, so daß die Cleithra vielleicht die zuerst differenzierten Deckknochen sind.

Hinsichtlich der Entstehung des Cleithrum kann ich Hallers Ansicht nicht teilen, obwohl dieselbe etwas Gewinnendes hat; nach dieser Meinung entstehe das Cleithrum durch das Auswachsen der Anlage des Supracleithrums. Vielmehr muß ich nach meinen Schnitten eine gesonderte Bildung der beiden Knochen annehmen, und zwar wird das Cleithrum früher differenziert als das Supracleithrum. Uebrigens bemerke ich, daß auch Derjugin bei Exocoetus volitans eine gesonderte Anlage der beiden Skeletteile konstatiert. Es wäre möglich, daß Haller zu alte Embryonen für diese Frage benutzt hat; denn in dem Stadium, das ich meiner Beobachtung zugrunde lege, mißt der Embryo nur 1 cm, er befindet sich also noch in der Eihülle und noch längere Zeit vor dem Ausschlüpfen. (Meine aus dem Ei schlüpfenden Forellchen waren durchschnittlich 1,4—1,5 cm lang.) Hallers Embryonen waren schon ca. 3 Wochen aus dem Ei; ich bedauere, daß der erwähnte Autor keine Längenangaben seiner Embryonen gemacht hat, da nur solche einen sicheren Anhaltspunkt zum Vergleich geben.

Wir haben nun noch die histologische Frage ins Auge zu fassen, ob das Ektoderm an der Bildung des sekundären Schultergürtels irgendwie beteiligt ist. Ich erwähnte oben schon, daß A. v. Szily von einer Auswanderung von Osteoblasten aus dem Ektoderm gesprochen hat. Es ergibt sich aber aus meinen Schnitten, daß weder in der Zeit, wo die Schultergürtel angelegt werden (Stadium 1 cm), noch in der kurz voraufgehenden Zeit Zellen des Ektoderms aus ihrem Verbande ausscheiden und sich in Osteoblasten umwandeln. Vielmehr bleibt das Ektoderm stets durch eine scharfe Basalmembran von dem darunterliegenden Bindegewebe getrennt. Letztere tritt besonders scharf als eine kontinuierliche, stark lichtbrechende Grenzlinie hervor, wenn man die auf dem Objektträger aufgeklebten und gestreckten Paraffinschnitte durch das Mikroskop betrachtet, bevor man das Paraffin auflöst.

Zur Beurteilung der vorliegenden Frage wurden nur Schnitte, die senkrecht zur Epidermis geführt waren, herangezogen, da Tangentialschnitte uns leicht irreführen können. So kann man bei oberflächlicher Beobachtung, wenn man Hervorwölbungen der Körperfläche schneidet, leicht zu dem Trugschluß kommen, daß hier die Epidermis verdickt sei, während man sie in Wirklichkeit

nur tangential getroffen hat. Ferner bleibt noch eines zu beachten, daß die Epidermiszellen stets reichliches Protoplasma enthalten, wohingegen man bei den Mesenchymzellen nur wenig davon bemerkt. Man müßte somit, falls man eine Umbildung der Ektodermzellen in Osteoblasten annimmt, einen allmählichen Uebergang von protoplasmareichen zu protoplasmaarmen Zellen finden können, das ist aber im vorliegenden Stadium nicht der Fall.

Die wesentlichsten, aus dem Stadium 1 cm sich ergebenden Befunde sind also folgende:

1) Die vorknorpelige Skelettanlage des Schultergürtels und der Vorderextremität ist einheitlich.

2) Die Skelettanlage besteht aus einem proximalen und einem distalen, in die Extremitätenfalte ragenden Teil. Aus letzterem entwickeln sich die knorpeligen Elemente der Brustflosse; er besteht ursprünglich in seinem oberen Teil aus abgeplatteten übereinanderliegenden Zellen, welche wahrscheinlich durch Auflagerung von Mesenchymzellen von obenher einen Zuwachs erfahren. Der basale Abschnitt der Skelettanlage ist nach vorn, etwas nach unten und innen gerichtet, er wächst später zum Coracoid aus.

Der Processus posticus ist in diesem Stadium noch nicht nachweisbar.

3) Der zuerst auftretende Deckknochen des Schultergürtels ist das Cleithrum, es erstreckt sich etwa von der Seitenlinie senkrecht nach unten, ist leicht gebogen und berührt mit seinem unteren Ende den vorderen Fortsatz (Coracoidteil) der vorknorpeligen Schultergürtelanlage.

4) Eine Abgabe von Osteoblasten durch die Epidermis bei Bildung der Schultergürtelknochen ist nicht zu konstatieren.

Von der gesamten Skelettanlage der vorderen Extremität wurde ein Plattenmodell in 100-facher Vergrößerung hergestellt, welches auf Fig. 1 (Taf. 39) in der Ansicht von außen her abgebildet wurde. In die Figur wurde außerdem das Cleithrum und der große Nerv, welcher noch an der Skelettanlage vorbeiläuft, eingetragen. Da Swinnertons jüngstes Modell ein Tier von 1,55 cm Länge betrifft, bei welchem schon alle Fortsätze ausgebildet sind, dürfte das Modell vom Stadium 1 cm eine willkommene Ergänzung bieten.

Als die beiden wesentlichsten Bestandteile des rekonstruierten Gebildes erkennen wir den nach vorn und etwas nach innen gerichteten Coracoidteil *(c)* und die Radienplatte *(R.P)*. Zwischen

beide dringt von vornher eine Bucht *(B)* ein, in welcher der schon oben besprochene große Nerv *(N)* der Brustflossenmuskulatur verläuft. Sonst fällt an der Skelettanlage nur noch ein Knorpelwulst *(K.W)* auf.

2. Stadium. Länge des Tieres 1,5 cm.

Es handelt sich in diesem Stadium um seit 1—2 Tagen aus der Eihülle ausgeschlüpfte Tierchen, und es ist schon von vornherein zu erwarten, daß bei den nunmehr frei beweglichen Tieren die histologische Differenzierung gegen das vorige Stadium bedeutende Fortschritte gemacht hat. Die Epidermis ist jetzt überall zwei- oder dreischichtig und enthält an ihrer Oberfläche zahlreiche Schleimzellen, an deren Mündung man Sekret findet. Die Muskulatur, die jetzt in volle Tätigkeit tritt, Nerven und Ganglion sind vollkommen differenziert. Sehr große Aenderung hat aber das Vorknorpelgewebe seit dem vorigen Stadium dadurch erfahren, daß es Intercellularsubstanz ausgeschieden hat.

Untersuchen wir nunmehr das Skelett der Vorderextremität auf Querschnitten (von hinten nach vorn gehend). Gleich hinter der blinden Endigung des Urnierenganges (Fig. i', Taf. 39) wird die Brustflosse isoliert getroffen; sie enthält in der Mitte die aus dem vorigen Stadium bekannte Knorpelplatte, welche auf dem Querschnitt als Stab erscheint, und zu deren beiden Seiten die Brustflossenmuskulatur. Dieser Stab besteht aber nicht mehr aus einzelnen platten, übereinanderliegenden Zellen (Textfig. 1), sondern immer aus Etagen von 2—3 nebeneinanderliegenden rundlichen oder kubischen Zellen, welche rundliche Kerne besitzen und noch keine Zwischensubstanz ausgeschieden haben. Es geht daraus hervor, daß die 2 oder 3 kleinen nebeneinanderliegenden Zellen aus den großen platten Zellen des Stadium 1 hervorgegangen sind. Dieser Vorgang bereitet die Bildung der Knorpelradien der Brustflosse vor, welche im nächsten Stadium beginnt. Es ist auch begreiflich, daß solch ein zylindrisches, an den Enden kugeliges Gebilde, wie die Flossenradien, sich leichter aus kleineren runden Elementen formen kann als aus großen, platten. Leider konnte ich aus der mir zugänglichen Literatur nicht ersehen, ob bei Selachiern der Vorgang bei der Bildung der Strahlen ähnlich verläuft.

Außer dem Knorpelstab zeigt uns der Schnitt noch ein Stück vom Cleithrum (Fig. i', Taf. 39). Während sich dasselbe im Stadium 1 cm nur weit vorn zeigte, dem primären Schultergürtel

vorgelagert, ist es inzwischen beträchtlich nach hinten gewachsen, es erstreckt sich auch höher hinauf als im vorigen Stadium.

Gehen wir nun von dem zuletzt besprochenen Schnitt zu den weiter vorn gelegenen Schnitten über. Fig. h' des Stadiums 1,5 cm zeigt uns einen zweiten Deckknochen, das neu zum Schulterapparat hinzutretende Supracleithrum, dessen unteres Ende neben dem oberen Ende des Cleithrum liegt, und zwar nach außen von diesem. Die beiden Knochenenden liegen so dicht nebeneinander, daß die sie umgebenden Mesenchymhöfe sich berühren. Nur in dem unteren Teil der Supracleithrumanlage ist in diesem Stadium Knochensubstanz ausgeschieden; der obere Teil bildet einen schmalen langen Mesenchymstreifen, welcher etwa der Epidermis parallel läuft und fast die Höhe der Myotome erreicht.

Außer dem Knorpelstab erblicken wir auf Fig. h' (Taf. 39) noch ein unteres, durch Mesenchym von jenem getrenntes Knorpelstück, das einen nach hinten gerichteten Fortsatz des primären Schultergürtels, den Processus posticus WIEDERSHEIMS vorstellt. Derselbe ist jetzt noch relativ kurz, wir werden ihn später zu ansehnlicher Länge herangewachsen finden.

Der durch Fig. g' (Taf. 39) abgebildete Schnitt zeigt uns den Knorpelstab in kontinuierlichem Uebergang mit dem durch seine reichlichere Intercellularsubstanz deutlich unterschiedenen proximalen Teil der Skelettanlage.

Vom knöchernen Teil des Supracleithrum ist nichts mehr zu sehen; hingegen erscheint das Cleithrum länger als auf dem vorigen Schnitt; es erstreckt sich mehr in die Tiefe und erreicht fast die Umbiegestelle des Ektoderms (Fig. g', Taf. 39). Dies tritt auf dem folgenden Schnitt (Fig. f', Taf. 39) ein. Der primäre Schultergürtel hat hier bedeutend an Volumen zugenommen. In seinem unteren Teil bemerken wir eine Oeffnung, welche an jener Stelle liegt, wo sich der auf Fig. g' (Taf. 39) abgebildete Processus posticus an die Extremitätenplatte ansetzt. Ihrer Lage wegen vor dem Processus posticus möchte ich die Oeffnung Foramen posterius bezeichnen. Durch dieses treten mehrere Blutgefäße und ein Nerv zu der inneren Partie der Abduktoren; letzterer ist ein Seitenzweig der auf derselben Figur zu den Adduktoren tretenden Nerven.

Je weiter wir nach vorn gehen, desto höher hinauf erstreckt sich auf den folgenden Schnitten der primäre Schultergürtel. In Fig. e' (Taf. 39) hat er fast die Ektodermfalte erreicht und tritt

mit dem Cleithrum in Berührung; in diesem oberen Abschnitt geht der ausgebildete Knorpel allmählich von unten nach oben in Vorknorpel bezw. Mesenchym über. Dieser obere aus Vorknorpel bestehende Abschnitt ist die Anlage der späteren Scapula; sie erscheint jetzt auf Querschnitten als ein kurzes bogenförmiges Stück, welches später, wie HALLER näher ausführte, zu einem vollständigen Ring, durch welchen Blutgefäße und der große Nerv für die ventrale Brustflossenmuskulatur hindurchtreten, geschlossen wird. Dem scapularen Abschnitt sitzt oben, nach außen in die Ektodermfalte hineinragend ein Fortsatz auf, welcher ebenfalls aus Vorknorpel besteht und von dichtem Mesenchym umgeben ist (Fig. e' *RI*, Taf. 39). Derselbe stellt die Anlage des späteren äußersten Radius (I) vor, welcher also hier noch mit der Scapula eine einheitliche Masse bildet.

Nachdem der primäre Schultergürtel auf dem zuletzt besprochenen Schnitt seine größte Höhe oder, wenn wir ihn in die spätere normale Lage gedreht denken, „Breite" erlangt hat, nimmt er in dieser Dimension nach vorn zu schnell ab. Schon 20 μ weiter nach vorn ist er nur etwa halb so breit (Fig. d', Taf. 39) wie vorher und zwar ist nur der untere Teil sichtbar, während der obere scapulare Teil samt der ihm aufsitzenden Vorknorpelkappe fast ganz verschwunden ist; nur in unmittelbarer Nähe des unteren Endes des Cleithrums sind Reste von ihm zu sehen. Durch die zwischen diesem Rest und dem senkrecht darunter liegenden Knorpelstück des Schultergürtels befindliche Lücke tritt quer hindurch der große, die Abduktoren innervierende Nerv, den wir schon auf Stadium 1 cm (Fig. d', Taf. 39) beobachteten. Hier ist er bedeutend dicker, er endigt etwa in der Mitte des Muskelbündels, wo er sich in Fasern auflöst. Ferner gibt uns der Schnitt Aufklärung über das große Blutgefäß, das wir ebenfalls schon im Stadium 1 cm immer dem distalen Ende der Knorpelplatte entlang laufend beobachteten. In Fig. e' (Taf. 39) Stadium 1,5 cm wurde dasselbe noch quergetroffen; einen Schnitt weiter nach vorn (Fig. d', Taf. 39) biegt es so um, daß es nun längsgetroffen wird. Es durchzieht dann die Region zwischen dem unteren Cleithrumende und dem primären Schultergürtel, in welcher später der erste Radius und das Scapularloch liegen, biegt weiter nach innen um, und verbindet sich mit dem großen ventralen Blutgefäß des Rumpfes.

Das Cleithrum und das untere Knorpelstück (der Coracoidfortsatz) sind durch einen dichten Mesenchymstrang verbunden, der, je

weiter wir nach vorn gehen, desto kürzer wird, indem die beiden Skeletteile sich nähern. Auf Fig. b' (Taf. 39) berühren sich beide Teile; es tritt also die zweimalige Verbindung des sekundären Schultergürtels mit dem primären schon in diesem Stadium ein, nämlich einmal mit dessen scapularem Teil (Fig. e', Taf. 39) und dann hier mit dem Processus coracoideus (Fig. b', Taf. 39). Knochen und Knorpel bleibt aber noch durch Perichondrium und Periost voneinander getrennt. Der Processus coracoideus erscheint schon von Fig. c' (Taf. 39), an auf Querschnitten oval oder rundlich und behält diese Form bis zu seinem Ende bei; er bildet also in Wirklichkeit einen stabförmigen Fortsatz. Im Stadium 1 cm sahen wir (Rekonstruktionsfigur zu diesem Stadium Fig. 1, Taf. 39) einen kurzen, stumpfen, nach vorn gerichteten Coracoidteil aus Vorknorpel. Der lang ausgezogene Coracoidfortsatz bildet sich, wie Zwischenstadien zeigen, erst dann, nachdem Knorpelzwischensubstanz ausgeschieden ist; er wird also nicht vorknorpelig angelegt.

Nach der Vereinigung des Cleithrums mit dem Coracoidfortsatz laufen die beiden Stücke unter beständiger Volumabnahme nach vorn, immer ersteres über letzterem, bis etwa zum Punkte b' auf dem zum Stadium 1,5 cm gezeichneten Maßstab. Hier schwindet das Knorpelstück, und der Knochenstab bleibt als ein feiner homogener Bezirk in dichtem Mesenchym- bezw. Osteoblastenlager; ihm liegt nach innen der Musculus hyocoracoideus an.

Wir sehen also hier, daß der knöcherne Teil des Schultergürtels seine definitive Lage bedeutend früher einnimmt als der knorpelige, wenn wir bedenken, daß erst bei etwa 2,5 cm langen Tieren die Coracoidfortsätze bei ihrer medianen Vereinigung die Enden der Cleithra erreichen. Freilich bilden diese im Stadium 1,5 cm und auch noch im Stadium 2,5 cm sehr schmale Spangen, ihr Wachstum in die Breite fällt erst in das spätere Alter.

Um einen Vergleich in der Längenausdehnung der einzelnen Teile des Schultergürtels zu gewinnen, sind auf dem zum Stadium 1,5 cm gehörigen Maßstab, welcher die Gesamtlänge = A—B der Skelettanlage angibt, die gezeichneten und besprochenen Schnitte in den Abständen, in welchen sie zueinander liegen, markiert. Es geht daraus folgendes Verhältnis hervor:

Das Cleithrum nimmt bereits die ganze Länge von A—B ein.

Der Hauptteil des primären Schultergürtels reicht nur von g'—d', der vom Hauptteil (der Grundplatte) ausgehende Coracoidfortsatz von d'—b'.

Die knorpelige Skelettanlage der Brustflossse reicht von a—e'.

Die wesentlichsten Befunde in der Weiterentwickelung des Schultergürtels im Stadium 1,5 cm sind folgende.

1) Zum sekundären Skelett tritt das Supracleithrum als zweiter Deckknochen hinzu.

2) Das Cleithrum ist bedeutend in die Breite und Länge gewachsen, es berührt den primären Schultergürtel zweimal, einmal in der Scapularegion, das andere Mal am vorderen Coracoidfortsatz, dem es entlang läuft.

3) Am primären Skelett ist beachtenswert die bedeutende Entfaltung des Processus coracoideus und die Bildung eines nach hinten gerichteten Processus posticus.

Während wir im Stadium 1 cm die Schultergürtelanlage als einen rundlichen Komplex mit einem nach vorn gerichteten Zapfen (dem späteren Coracoid) erkannten, finden wir im Stadium 1,5 cm, daß die Form des Schultergürtels sich mehr (Fig. e', Taf. 39) der für Teleosteer charakteristischen platten Form nähert.

3. Stadium. Länge des Tieres 2 cm.

Sowohl die knorpeligen wie die knöchernen Bestandteile des paarigen vorderen Extremitätenskelettes sind in diesem Stadium in der Entwickelung bedeutend fortgeschritten und zeigen uns eine allmähliche Annäherung an die definitive Form. Vom sekundären Skelett ist besonders die Ausbildung der knöchernen Flossenstrahlen zu erwähnen. Am knorpeligen Teil des Skelettes ist bemerkenswert, daß, nachdem derselbe bislang eine zusammenhängende Masse bildete, sich jetzt in seinem distalen Abschnitte, der Knorpelplatte, 5 Knorpelcentra herausbilden, die 5 Radien der Brustflosse, welche aber noch durch Vorknorpel untereinander verbunden bleiben.

Bei der Differenzierung der Radien ist (wie auch sonst bei Bildung von Knorpelzwischensubstanz) eine Veränderung an den Kernen und dem Protoplasma wahrzunehmen. Die Kerne werden größer und dunkler, ihre bisherige gleichmäßige Chromatinkörnelung wird undeutlich und ist vielfach überhaupt nicht mehr zu erkennen, desgleichen der Mikronucleus. Die Knorpelhöhlen nehmen beträchtlich an Umfang zu.

Wenden wir uns nun der speziellen Betrachtung der gezeichneten Schnitte zu. Der am meisten kaudalwärts gelegene Schnitt, der durch Fig. n (Taf. 40) veranschaulicht wird, würde annähernd der Fig. h' (Taf. 39) des Stadium 1,5 cm entsprechen; auf beiden Schnitten sind die benachbarten Enden des Cleithrum

und des Supracleithrum zu sehen. Vom Knorpelskelett sehen wir in der isoliert getroffenen Brustflosse ein einheitliches Stück der Extremitätenplatte, die hier in einem kaudalen Teil noch aus ebenso wie im Stadium 1,5 cm angeordneten Zellen besteht. Wir haben in diesem Vorknorpel das Material vor uns, aus welchem sich später die kleinen, distal von den Radien gelegenen Knorpelstücke differenzieren.

Vom sekundären Skelett nehmen die oberhalb des Knorpelstabes liegenden Anlagen der Flossenstrahlen unser Interesse in Anspruch. Ueber diese Gebilde werde ich jedoch, damit die Form der Darstellung nicht unnötig verwickelt wird, am Schlusse der Arbeit einen besonderen Abschnitt schreiben.

Fig. m (Taf. 40) zeigt uns das Cleithrum und Supracleithrum voneinander entfernt, ersteres etwas in die Tiefe, letzteres etwas in die Höhe gerückt. Das knorpelige Brustflossenskelett erkennen wir nicht mehr wie auf Fig. n (Taf. 40) als einen einheitlichen Streifen gleichartiger Zellen, sondern wir sehen drei verdickte Stellen mit Knorpelzwischensubstanz. Die beiden unteren sind Querschnitte der beiden längsten Radien V und IV, sie sind schon vollständig gegen Vorknorpel abgegrenzt, während der kürzere Radius III noch nicht gegen den über ihm liegenden Vorknorpel abgegrenzt ist. Der distale Kopf des Knorpelstabes ist immer von dichtem Mesenchym umgeben, das teils zum Knorpel, teils zu den Flossenstrahlen und der zugehörigen Muskulatur gehört.

In Fig. l (Taf. 40) erscheint der primäre Schultergürtel senkrecht unter der Radienreihe in Form eines kleinen ovalen Stückes; es ist das der uns schon aus dem vorigen Stadium bekannte Processus posticus (Metapterygium Swinnertons), welcher inzwischen zu ansehnlicher Länge herangewachsen ist. Jetzt nach unten gerichtet, wird derselbe später, wenn der Dottersack schwindet und die bisher senkrecht zur Horizontalebene stehende Schulterplatte sich wagerecht stellt, medianwärts gedreht.

Von den Radien sind die drei unteren und längsten (III—V) getroffen, sie sind deutlich differenziert; auch in dem höher gelegenen Rest der Knorpelplatte zeigt sich bereits eine Einschnürung.

Vom sekundären Skelett interessiert besonders der obere Abschnitt des Supracleithrum, Parkers Posttemporale, das sich von außen her an das obere Ende des unteren Abschnittes anlagert und der Epidermis parallel laufend nach oben strebt, um sich später durch häutige Verbindung dem Schädel anzuschließen.

Gehen wir zu den Verhältnissen auf Fig. i (Taf. 40) über. Hier ist der verbreiterte Processus posticus dicht an die Radien herangerückt. Von letzteren ist beachtenswert, daß Radius IV und V wieder zu einem aus charakteristischen Vorknorpelzellen bestehenden einheitlichen Stück verschmelzen, woraus hervorgeht, daß ihre Differenzierung an der Peripherie beginnt, worauf Wiedersheim schon kurz hinwies. Deutlich abgegrenzt sind auf diesem Schnitt Radius II und III, während von Radius I erst Vorknorpel sichtbar ist.

Vom Supracleithrum ist nur noch der oberste Abschnitt geblieben. Das Cleithrum ist noch mehr in die Tiefe gerückt, es nähert sich dem oberen Teil des Knorpelstabes. Während es im kaudalen Teil auf Querschnitten eine längliche Form zeigte (Fig. m, Taf. 40) erscheint es jetzt auf solchen rundlich oder oval und behält auch diese Form bis an sein vorderes Ende. An jener Stelle, wo die Formveränderung auftritt, findet mithin eine starke Biegung des Cleithrums nach vorn statt (etwa auf Fig. l, Taf. 40).

Auf Fig. h (Taf. 40) verschwinden die drei unteren Knorpelradien, und wir sehen auf Uebergangsschnitten, wie deren Enden durch Vorknorpel hindurch kontinuierlich in den Knorpel der Schulterplatte übergehen.

Besondere Aufmerksamkeit verdient der oberste (vorderste) Radius (I); derselbe erschien bislang als ein rundlicher Vorknorpelknopf (Fig. i, Taf. 40). Jetzt verbreitert er sich außerordentlich und seiner äußeren Partie lagern die mächtigen Knochenleisten des Randstrahles auf, an deren Enden sich Flossenmuskulatur ansetzt.

Auf Fig. g (Taf. 40) erscheint der bereits im Stadium 1,5 cm besprochene kleine Knorpelkanal am unteren resp. später inneren Teil des primären Schultergürtels, das Foramen posterius (vergl. p. 465); er entspricht Swinnertons Foramen 4. Man sieht deutlich Kanal, Nerv und Blutgefäß zum proximalen Teil der Abduktoren verlaufen. Der Nerv entstammt, wie sich jetzt klar verfolgen läßt, dem großen, auf demselben Schnitt an die Adduktoren tretenden Nervenplexus.

Das Supracleithrum ist auf der zuletzt besprochenen Figur im Verschwinden begriffen; das Cleithrum ist ganz nahe an den knorpeligen Schultergürtel herangerückt.

Sehr lehrreich ist Fig. f (Taf. 40); auf ihr sehen wir den primären Schultergürtel in seiner ganzen Breite getroffen. Deutlich

kann man an ihm zwei Zonen des Knorpels unterscheiden. Die untere (später innere) Partie hat am meisten Zwischensubstanz ausgeschieden. In ihr liegen die Knorpelbildungszellen am weitesten auseinander, sie entspricht dem Coracoid. Die nach innen (oben) gerichtete Wölbung, die wir an ihr (Fig. f *Sp.St.*, Taf. 40) erkennen, bildet den Anfang der Entwickelung des Spangenstückes, auf das wir später noch zurückkommen werden. In kontinuierlichem Uebergang mit dem Coracoid sehen wir das etwas gekrümmte Stück *(sc)*, welches sich mit dem Cleithrum verbindet und der Scapula Gegenbaurs entspricht. Es hat zwar auch schon in seiner ganzen Ausdehnung Zwischensubstanz ausgeschieden, die Bildungszellen liegen aber noch viel näher zusammen als im Coracoidteil, so daß man den bestimmten Eindruck gewinnt, es in der Scapula mit einem erheblich jüngeren Gebilde zu tun zu haben als in dem Coracoid.

Der konvexen Seite der Grundplatte sitzt der hier aus Vorknorpel bestehende Rest des Radius I in Gestalt eines niedrigen Kegelstumpfes auf, an dessen Spitze das große, den ersten Radius durchbohrende Blutgefäß der Brustflosse quergetroffen erscheint; letzteres wird von einem Nerven begleitet.

Fig. e (Taf. 40) zeigt uns keine wesentlichen Aenderungen; das knorpelige Brustflossenskelett ist ganz geschwunden. Scapula und Coracoid stellen ein einheitliches, nur histologisch unterschiedenes Stück dar. Im unteren Teil des Coracoids erblicken wir einen Blutgefäßkanal, welcher einige Schnitte weiter nach vorn die Knorpelplatte auf der äußeren (später ventralen) Seite durchbohrt. Auf der inneren Seite läßt sich der Kanal bis zu dem auf Fig. g (Taf. 40) abgebildeten Foramen posterius verfolgen.

Fig. d (Taf. 40) zeigt uns das relativ noch kleine Foramen anterius (Scapularloch) mit dem großen zu den Abduktoren tretenden Nerven (Swinnerton f. n. 1—3). Ein wenig oralwärts von letzterem sehen wir noch eine Oeffnung des Schultergürtels, die nur einem Blutgefäße dient und etwa an der Grenze von Scapula und Coracoid liegt. Wegen ihrer vorderen Lage möchte ich sie Foramen coracoideum nennen. Nach dieser Durchbrechung nimmt der scapulare Teil schnell ab, so daß nur noch der auf Querschnitten runde oder ovale Coracoidfortsatz übrig bleibt. Es folgt nun zunächst eine Lücke zwischen diesem und dem Cleithrum, die sich jedoch nach vorn immer mehr verringert, bis sich beide Teile berühren. An einigen Stellen ist das sie trennende Perichondrium und Periost aufgelöst, so daß die Knochen-

substanz unmittelbar die Knorpelsubstanz berührt, wie Fig. 2 (Taf. 41) zeigt, und man keine scharfe Grenze zwischen den beiden Intercellularsubstanzen ziehen kann.

Diese Berührung der Zwischensubstanzen des Cleithrum und des Coracoidfortsatzes bleibt fast bis an das Ende des letzteren erhalten, hier dringt dann aber wieder trennendes Bindegewebe ein.

Da wir im Stadium 1 cm eine unabhängig vom Knorpel vor sich gehende Bildung des Cleithrum beobachtet haben, müssen wir annehmen, daß die die beiden Substanzen trennenden Schichten, das Perichondrium und das Periost, sekundär verdrängt oder aufgelöst werden.

Die vor Fig. c (Taf. 40) liegenden Schnittbilder, Fig. b und a (Taf. 40), zeigen uns den Coracoidfortsatz in beständiger Abnahme des Umfanges und immer von dem über ihm liegenden Cleithrum begleitet. Letzteres erstreckt sich ein wenig weiter nach vorn als die Coracoidenden, deren mediane Vereinigung in diesem Stadium noch nicht stattfindet.

Die wichtigsten Ergebnisse, welche wir in der Entwickelung des primären Schultergürtel- und Brustflossenskelettes im Stadium 2 cm fanden, sind folgende.

1) Es beginnt die Differenzierung der knorpeligen Radien aus der bis dahin einheitlichen Vorknorpelplatte; und zwar schreitet die Spaltung der Radien von der Peripherie nach innen zu fort.

2) Der Coracoidteil und die sog. Scapula sind deutlich auch histologisch gegeneinander abgegrenzt, letztere ist das jüngere Gebilde.

3) Das Spangenstück beginnt aus der Schulterplatte herauszuwachsen (Fig. f, Taf. 40).

4) Der Processus posticus hat gegen Stadium 1,5 cm bedeutend an Länge zugenommen, desgleichen die Coracoidfortsätze. Eine Vereinigung derselben in der Mediane findet aber noch nicht statt.

Hinsichtlich des sekundären Schultergürtel- und Brustflossenskelettes sind folgende Punkte hervorzuheben.

5) Die knöchernen Flossenstrahlen werden angelegt.

6) Oberhalb und nach außen vom Supracleithrum entsteht das Posttemporale, welches die Verbindung mit dem Schädel übernimmt.

7) Das Cleithrum lehnt sich in zwei Gebieten an den Schultergürtel an, einmal in der Scapularegion und weiter vorn an den Coracoidfortsatz. Hier tritt stellenweise eine Verdrängung oder Auflösung des Perichondrium und des Periostes ein, so daß die

Zwischensubstanzen des Knochens und des Knorpels unmittelbar ineinander übergehen.

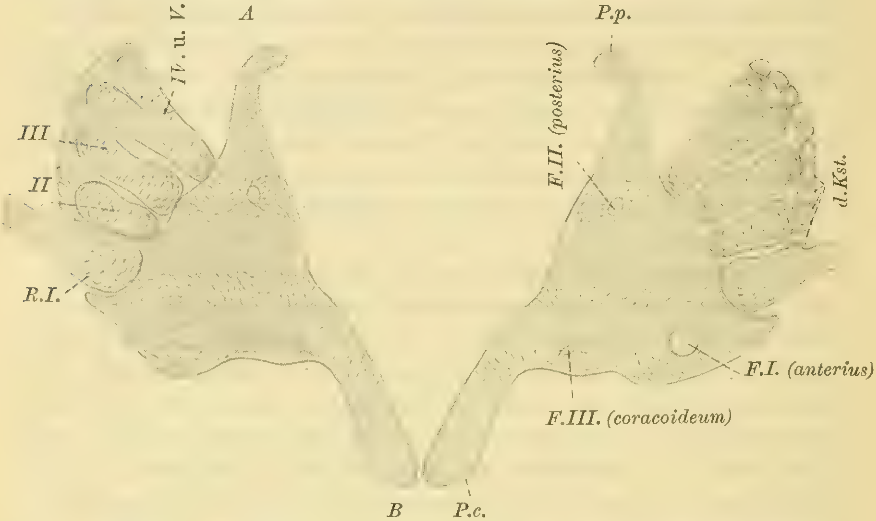
Auch zum Stadium 2 cm wurde ein Plattenmodell des Schultergürtels in 100-facher Vergrößerung angefertigt, das in Fig. 1a (Taf. 40) von der Außenseite (später Ventralseite), in Flg. 1b (Taf. 40) von der Innenseite abgebildet wurde. Ein Vergleich mit der Rekonstruktionsfigur im Stadium 1 cm ergibt, daß der Schultergürtel und das Flossenskelett inzwischen große Veränderungen erfahren hat, welche hauptsächlich in der Erwerbung des Processus posticus, der Bildung der Nerven- und Blutgefäßöffnungen und der beginnenden Differenzierung der Radien bestehen. Von letzteren bildet der erste oder Randradius einen mächtigen kugeligen Komplex auf der Ventralseite, während er auf der Dorsalseite schwächer entwickelt ist.

Trotz der großen Abweichungen können wir die Verhältnisse im Stadium 2 cm noch auf die des Stadium 1 cm zurückführen, insofern als die Radienplatte *(R.P.)* und der Coracoidteil *(P.c.)* in beiden Fällen die Hauptteile vorstellen; ferner erkennen wir in beiden Fällen eine nach vorn gerichtete Bucht *(B)* zwischen Coracoidteil und Extremitätenplatte; der im Stadium 1 cm auf der Außenseite hervortretende Wulst *(K.W.)* bildet ferner wohl die Anlage des späteren Randradius *(R.R.)*, da er die entsprechende Lage einnimmt.

4. Stadium. Länge des Tieres 2,4 cm.

Von diesem Stadium, das sich nur wenig vom Stadium 2 cm unterscheidet, gelang es mir, ein brauchbares Mazerationspräparat herzustellen, dessen Verhältnisse Textfig. 2 wiedergibt. Der primäre Schultergürtel ist noch ganz knorpelig und mißt in seiner größten Länge vom Processus posticus-Ende bis zum Ende des Processus coracoideus (A—B) 0,14 cm. Seine Form nähert sich der ausgebildeten besonders dadurch, daß die Coracoidfortsätze sich in der Medianlinie dicht aneinander gelegt haben; die Knorpelenden verschmelzen aber nicht, sondern bleiben durch Mesenchym getrennt. Die Radien waren schon im vorigen Stadium alle 5 sichtbar; hier im Stadium 2,4 cm sehen wir nun unmittelbar an dem Präparat die Größen- und Formverhältnisse derselben. Klar sehen wir, daß der 4. und 5. Radius noch an der Basis und der Mitte ein einheitliches Knorpelstück bilden; ihre Trennung vollzieht sich relativ langsam, denn noch im Stadium 5,3 cm werden sie an der Basis zusammenhängend und erst bei

ca. 8 cm langen Tieren völlig isoliert gefunden. Auch die kleinen, distal von den Radien gelegenen Knorpelstücke sehen wir bereits angelegt; sie bestehen aber noch aus Vorknorpel oder haben erst wenig Zwischensubstanz ausgeschieden. Die Foramina für Nerven und Blutgefäße sehen wir jetzt schön in ihrer Lage zueinander. Von ihnen erhält sich dauernd das Foramen anterius (Scapular-



Textfig. 2. Mazerationspräparat der beiden primären Schultergürtelhälften und der zugehörigen Radien und distalen Knorpelstücke einer 2,4 cm Forelle. 70mal vergr. Wirkl. Länge von *A—B* = 1,4 mm. *F.I, II, III* = Foramen I, II, III. *I, II, III, IV, V* die Radien, *P.p.* Processus posticus, *P.c.* Processus coracoideus, *d.Kst.* distale Knorpelstücke.

loch). Das Foramen posterius, welches gerade unter dem fünften Radius nahe am Ansatz des Processus posticus liegt, erhält sich beim ausgewachsenen Tier nur als eine winzige, leicht zu übersehende Oeffnung, die bisweilen ganz fehlen mag. Die vorderste Oeffnung, die ich als Foramen coracoideum bezeichne und welche nur Blutgefäße führt, verschwindet bei dem später auftretenden Verknöcherungsprozeß gänzlich.

Fremdartig an dem ganzen vorliegenden Gebilde im Vergleich zur ausgebildeten Form erscheint uns aber der nach hinten gerichtete hornförmige Fortsatz, der Processus posticus Wiedersheims (Processus ensiformis Ducrets). Derselbe ist, wie alle Autoren berichten, ein rein embryonales Gebilde, das bei manchen Teleosteern im Vergleich zu den übrigen Teilen des Schultergürtels außerordentlich große Dimensionen annimmt (beim Hecht nach

Swirski, bei Gasterosteus nach Swinnerton), um dann allmählich wieder in der übrigen Schulterplatte zu verschwinden. Die Deutung des rätselhaften Stückes ist auf verschiedenen Wegen versucht worden. Swirski hielt es für das Coracoid und betrachtete es als den ursprünglichsten Teil des Schultergürtels; Wiedersheim weist aber mit Recht darauf hin, daß der Fortsatz seiner Lage und Richtung nach kein Coracoid sein kann; er sieht in ihm eine Neuerwerbung der Teleosteer, da er bei Ganoiden kein Homologon desselben finden kann. Swinnerton möchte es als Reste des Metapterygiums gelten lassen, einer Auffassung, welcher ich nicht beistimmen kann, einmal, weil das fragliche Stück immer mit der Schulterplatte kontinuierlich verbunden bleibt, und sich auch histologisch nicht von ihr unterscheidet, dann wegen seiner langgestreckten, nach innen konkaven Form, die es in gewissen Stadien zeigt und die, zumal sie frei von Strahlen (Radien) ist, wenig Aehnlichkeit mit einem Metapterygium besitzt.

Es ist also zurzeit noch nicht möglich, den Processus posticus auf ein bei Haien oder Ganoiden vorhandenes Skelettstück zurückzuführen, und es bedarf hierzu noch weiterer entwickelungsgeschichtlicher und vergleichend-anatomischer Studien [1]).

Ich halte es vorläufig noch für das Wahrscheinlichste, daß der Processus posticus einen Neuerwerb der Teleosteer vorstellt; und zwar halte ich ihn für einen Auswuchs, der es ermöglicht, daß sich aus der ursprünglich spangenförmigen Schultergürtelanlage eine Platte formt, die das Hauptmerkmal des Teleosteerschultergürtels gegenüber dem der Haie und Störe bildet.

Das Spangenstück und die Deckknochen konnte ich in diesem Stadium nicht behandeln, da ich keine zu diesem gehörige Schnittserie besitze und man auf Flächenpräparaten allein diese Verhältnisse nur unvollkommen studieren kann.

5. Stadium. Tiere von 4—8 cm Länge.

In diesen Stadien läßt sich der Schultergürtel leicht auf die Verhältnisse beim ausgewachsenen Tier zurückführen. Man braucht sich hierzu nur die mit fortschreitender Verknöcherung eintretende Verbreiterung des Spangenstückes und des Coracoides mit seinem Fortsatz zu vergegenwärtigen. Während letzterer früher ein stab-

---

1) Hinsichtlich der physiologischen Bedeutung des Processus posticus fand ich nur, daß er Teilen der Muskulatur eine Ansatzstelle bietet.

förmiges Gebilde von rundlich-ovalem Querschnitt war, bildet er mit dem Coracoid im definitiven Zustand ein kolossal verbreitertes, einer Pflugschar ähnliches Stück, das in seinem unteren und nach hinten gerichteten Teil zahlreiche Durchbrechungen aufweist und nur an seiner vorderen Spitze knorpelig bleibt, wie schon früher gesagt wurde (vergl. die zum Kapitel „Ausgebildeter Schultergürtel“ gehörige Fig. 1, Taf. 41).

Von dem 4 cm langen Tier habe ich die Gestalt des Schultergürtels nach Schnitten durch ein Plattenmodell dargestellt, von welchem uns Fig. 3 (Taf. 41) ein halbschematisches Bild der Dorsalseite gibt. Außerdem zeichnete ich eine Anzahl charakteristischer Querschnitte durch den Schultergürtel und trug deren Lage unter entsprechender Bezeichnung auf der Rekonstruktionsfigur als Linien ein.

Fig. a (Taf. 41) zeigt uns die vorderen Enden der Cleithra in ihrer medianen Verbindung. Sie liegen inmitten der Musculi coracohyoidei eingebettet; nach oben sind sie durch Bindegewebe mit dem Herzbeutel verbunden. Unmittelbar hinter der vordersten Spitze des Cleithrum und diesem eng angeschmiegt zeigen sich Reste des Knorpels des Processus coracoideus des Schultergürtels (Fig. b, Taf. 41). Die Knorpelstücke der beiden Seiten sind durch Bindegewebe verbunden. — Auf Fig. c und d (Taf. 41) sehen wir das Cleithrum vom Coracoidfortsatz abgerückt und der Epidermis genähert. Auf Fig. e (Taf. 41) liegt es bereits mit seiner ganzen Außenseite an der Epidermis und steht nicht mehr mit dem Processus coracoideus in Verbindung. Letzterer enthält aber keinen Knorpel mehr, sondern bildet auf den Schnitten einen knöchernen, im Inneren Blutgefäße und Mark enthaltenden Ring. Da früher der ganze Coracoidfortsatz knorpelig war, so folgt daraus, daß dessen Verknöcherung von hinten nach vorn fortschreitet und daß der im Inneren der Knochenhülse gelegene Knorpel resorbiert wird. Im vorliegenden Stadium (s. Rekonstruktionsfigur) ist noch ungefähr die Hälfte des Fortsatzes knorpelig.

Auf Fig. f (Taf. 41) erscheint wiederum Knorpel in Verbindung mit dem Cleithrum; es gehört dieser zum vordersten Abschnitt der Grundplatte (= Scapula). Letztere verbreitert sich, wenn wir nach rückwärts gehen, schnell und tritt auf Fig. g (Taf. 41) bereits mit dem knöchernen Coracoid in Verbindung.

Etwas weiter hinten sehen wir, auf Fig. h (Taf. 41), das Foramen anterius (Scapularloch) mit durchtretendem Nerv; in Fig. i (Taf. 41) ist dasselbe wiederum geschlossen und wir sehen außer-

dem, daß die Schulterplatte hinter dem Loch durch knöcherne Platten verstärkt ist; diese Verknöcherung ist wahrscheinlich eine Anpassung an den durch den ersten Radius auf die Platte ausgeübten Druck.

Ferner verdient das Spangenstück unsere Beachtung; es besteht in seinem basalen Teil aus einem nach außen und oben gerichteten, dicken, knorpeligen Fortsatz der Schulterplatte, welcher nach oben zu in einen Knochen übergeht, welch letzterer wiederum mit dem Cleithrum zusammenhängt. Ursprünglich ist das ganze Spangenstück knorpelig angelegt. Wie aus den Arbeiten von Wiedersheim, Haller und Swinnerton hervorgeht, bildet es einen knorpeligen Bogen, dessen stärkeres inneres Ende sich am längsten knorpelig erhält, während das von dem äußeren Teil der Scapula ausgehende schwächere Stück frühzeitig vom Cleithrum her verknöchert, welche Verknöcherung sich dann auch auf den übrigen Teil des Stückes ausbreitet. Das Spangenstück stellt eine festere Verbindung der Scapularplatte mit dem Cleithrum her, andererseits dient es, wie die Fig. i, k, l (Taf. 41) zeigen, der Flossenmuskulatur zum Ansatz, welche sich von allen Seiten her an dasselbe ansetzt.

Ich gehe nunmehr zum Studium der Radien und der nach außen vor diesen liegenden kleinen Knorpelstücke über; hierzu verwandte ich Präparate in toto und Flachschnitte durch die Brustflosse einer etwas älteren 5,3 cm langen Forelle, welche aber in den zu untersuchenden Verhältnissen keine erheblichen Abweichungen gegen das Stadium 4 cm aufweist.

Flachschnitte wurden benutzt, weil dieselben eine bessere Uebersicht über die vor den Radien liegenden kleinen Knorpelstücke gewähren.

Was den Bau und die Gelenkverbindung des 1. (Knorpelradius) Radius betrifft, so zeigt derselbe große Kompliziertheit. Zunächst erkennt man ganz im allgemeinen aus den Schnittbildern, daß er aus einem Knorpelkern besteht, der von der basalen Knochenmasse des ersten Flossenstrahles fast ganz eingehüllt ist, so daß nur an den Artikulationsstellen etwas Knorpel frei bleibt. Der Knorpelkern erscheint nur in seinem ventralen Teil auf den Flachschnitten als eine zusammenhängende Masse (Fig. o und p, Taf. 41), auf höher gelegenen Schnitten finden wir (Fig. m und n, Taf. 41) drei isoliert getroffene Stücke, welche sich freilich weiter oben wieder vereinigen und somit eine Durchbrechung bilden. Eines von den drei Stücken, das kleinste, bildet einen nach dem ersten

Flossenstrahl gerichteten Fortsatz. Die beiden anderen annähernd gleich großen Stücke bilden, wie Fig. m und 4 (Taf. 41) veranschaulichen, die kontinuierliche Fortsetzung der distalen Knorpelstücke, so daß man versucht sein könnte, sie für diesen gleichwertige Stücke zu halten, welche erst sekundär mit dem Hauptknorpel des 1. Radius verschmolzen sind.

An jener Stelle, wo die drei vorhin besprochenen Knorpelstücke verschmelzen, sehen wir (Fig. n, Taf. 41) eine Oeffnung, welche das große, an der Basis der Flossenstrahlen verlaufende Blutgefäß und einen dieses begleitenden Nerven enthält. Das innere der beiden gleichartigen, zuletzt erwähnten Stücke artikuliert in der Höhlung des ersten kleinen Knorpelstückes der distalen Knorpelreihe. Dieses Verhältnis fand ich auch beim jugendlichen Weißfisch (Fig. 5, Taf. 41) wieder.

Der im Vorhergesagten beschriebene Knorpelkern des 1. Radius wird nun, wie erwähnt, durch den ersten Knochenstrahl fast ganz eingehüllt, so daß nur an den Gelenken Knorpel sichtbar bleibt. In betreff der Morphologie des ersten Flossenstrahles wäre noch ein großer dorsaler Fortsatz desselben zu erwähnen, welcher auf den 2. Radius übergreift und auf denselben, wenn die Flosse vorwärts geführt wird, einen Druck ausübt. Aehnliche Verhältnisse finden wir bei Siluriden, deren Flossen- und Schultergürtelbau auch sonst dem der Salmoniden nahesteht, wieder, ich verweise auf GEGENBAURS Abbildungen der Brustflosse von Silurus glanis und Pimelodon (Fig. 8 u. 9, Taf. 8, „Unters." etc., Heft 2).

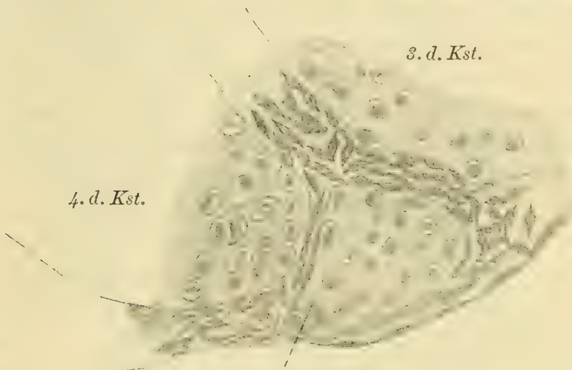
Hinsichtlich der Artikulation des 1. Radius mit dem primären Schultergürtel ist auffallend, daß derselbe nicht wie die übrigen Radien durch ein konvexes Ende sich der Schulterplatte anschließt, sondern dieselbe ein wenig von oben, sehr weit aber von unten her übergreift.

Wie schon erwähnt wurde, verknöchert die Scapula frühzeitig an der Artikulationsstelle mit dem 1. Radius infolge des starken Druckes, den sie hier auszuhalten hat. Die Verknöcherung erstreckt sich bis zur Artikulationsstelle des 2. Radius und von der Peripherie der Schulterplatte nach dem großen Nervenloch zu, wie die halbschematische Rekonstruktionsfigur zum Stadium 4 cm zeigt. Im Artikulationsgebiet der Radien III—V bleibt die Schulterplatte in diesem Stadium noch von Verknöcherung frei.

Beim Weißfisch weicht die Artikulation des 1. Radius mit dem Schultergürtel insofern von den soeben besprochenen Verhältnissen ab, als bei ihm der 1. Radius mit seiner konkaven

Endfläche auf einem vorspringenden Zapfen der Scapula artikuliert, so daß wir es hier mit einem Kugelgelenk zu tun haben.

Bezüglich der übrigen 4 Radien ergibt sich folgendes. Im Stadium 4 cm ist die Verknöcherung an den Radien III und IV schon ziemlich weit fortgeschritten, während sie beim Radius II soeben erst begann und Radius V noch ganz knorpelig ist. Im Stadium 5,3 cm sehen wir alle Radien in ihren mittleren Partien schon stark ver-



Textfig. 3. Ein Knorpelschaltstück zwischen dem 3. und 4. distalen Knorpelstück bei einer 5,3 cm langen Forelle. *d.Kst.* distales Knorpelstück. Zeiß Obj. D, Ok. 4, T. 0, Abbe.

knöchert und nur noch die Enden knorpelig. Beachtenswert bleibt, daß die Radien IV und V an ihrer Basis in diesem späten Stadium (5,3 cm) noch eine zusammenhängende Knorpelmasse bilden, eine Tatsache, die man zugunsten einer Auffassung des 5. Radius als Metapterygium gedeutet hat[1]).

Ich wende mich nun zu den kleinen Knorpelstücken, welche distalwärts von den Radien liegen. Ihre Zahl beträgt bei der Forelle meist 10. Sie nehmen vom 1. zum 5. Radius allmählich an Höhe ab; nach dem 5. Radius zu gewinnen sie an Breite. Das innerste Stück ist gewöhnlich das breiteste und trägt mehrere Flossenstrahlen. Das äußerste bietet bei Salmoniden und bei Weißfischen (ob bei allen Cyprinoiden, habe ich nicht untersucht) dem Knorpelfortsatz des 1. Radius eine Gelenkgrube.

Die Anzahl der Knorpelstücke steht offenbar nicht in einer

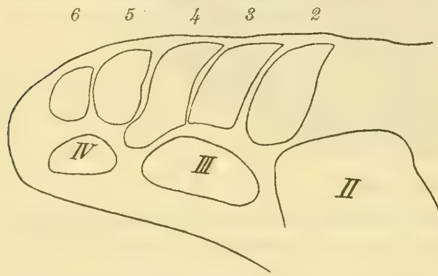
---

1) Ich erinnere an die Radien der Brustflosse des Lepidosteus (GEGENBAURS Unters. II, Fig. 5, Taf. 8), bei welcher an der Basis des längsten inneren Radius noch 2 kürzere Radien hängen.

gesetzmäßigen Beziehung zu der Zahl der Flossenstrahlen. Bei relativ nahestehenden Formen, wie Forelle und Weißfisch, finden wir folgendes Verhältnis: Bei der Forelle kommen auf 4 Radien 10 Knorpelstücke und 13 Flossenstrahlen, beim Weißfisch auf 4 Radien 7 Knorpelstücke und 16 Flossenstrahlen usw.

Bisweilen findet man zwischen den regelrechten Knorpelstücken Schaltstücke oder man findet auch Fortsätze der Knorpelstücke. Textfig. 3 zeigt uns ein zwischen den Vorderenden des 3. und 4. Knorpelstückes liegendes Schaltstück, welches seine Selbständigkeit durch das es allseitig umhüllende Perichondrium zu erkennen gibt. Textfig. 4 zeigt uns einen Fortsatz des 4. Knorpelstückes, welcher in die Lücke zwischen den 3. und 4. Radius eindringt.

Ueber die Anlage und das Wachstum der Knorpelstücke mache ich noch folgende Angaben. Ihre Bildung erfolgt aus dem äußersten Randteil der Extremitätenplatte bei etwa 2,4 cm langen Forellen, sie besitzen hier schon annähernd die definitive Form, bestehen aber meist noch aus Vorknorpel (Textfig. 2). Zum Vergleich des Wachstums der Knorpelstücke habe ich die Fig. 6a u. b (Taf. 41) gegeben, welche unter derselben Vergrößerung die beiden ersten Knorpelstücke eines 3,4 cm langen und eines 25 cm langen, also annähernd ausgewachsenen Tieres zeigen.



Textfig. 4. Fortsatz des 4. distalen Knorpelstückes zwischen 3. und 4. Radius. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 16 Abbe.

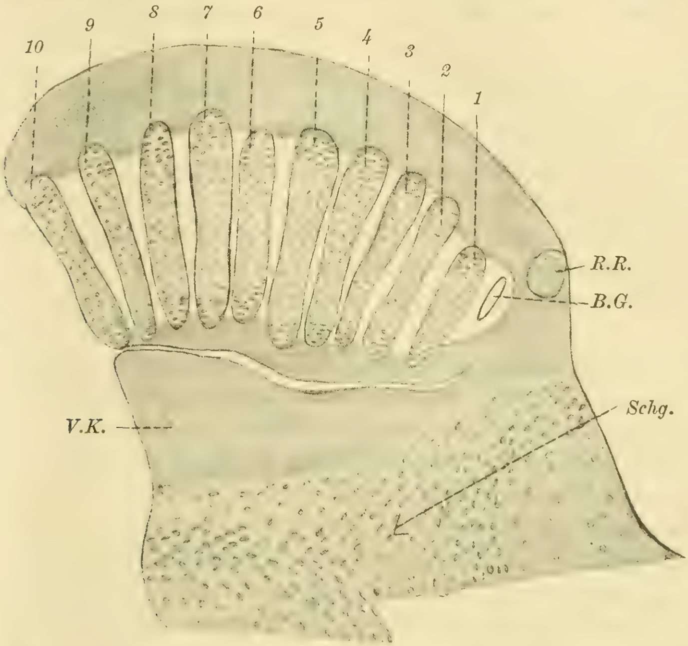
Irgendwelche Verknöcherung der Stücke konnte ich in letzterem Stadium nicht nachweisen und wahrscheinlich bleiben dieselben dauernd knorpelig, was man auch aus ihrer Funktion, Gelenkpolster für die Flossenstrahlen abzugeben, erwarten darf.

Ich teile nun noch einige Beobachtungen über die Radien und distalen Knorpelstücke mit, welche ich an anderen Teleosteern machte.

Bei Syngnathus, welcher eine annähernd symmetrische Brustflosse besitzt, fand ich jeden Flossenstrahl auf einer Knorpelkugel sitzend.

Beim Aal (Anguilla vulg.), welcher ebenfalls eine annähernd symmetrische Brustflosse besitzt, ist zwar keine nähere Beziehung zwischen Flossenstrahlen und distalen Stücken zu erkennen, aber es

ist die vermehrte Zahl der Radien bemerkenswert. Wir finden beim Aal 8 oder 9 Radien, ja bei einem jungen Aal fand ich sogar 11 Radien, wenn man den hypothetischen Randradius mitzählt (Textfig. 5), während sonst bei Teleosteern 5 Radien das



Textfig. 5. Mazerationspräparat von der linken Brustflosse eines 7 cm langen Aales. 1—10 Radien. *R.R.* Randradius, *B.G.* Blutgefäß, *Schg.* Schultergürtel, *V.K.* Vorknorpel. Zeiß Obj. A, Ok. 4, T. 16, Abbe.

Maximum bilden [1]). Außerdem ist sehr interessant und bisher noch nicht genügend beachtet, daß die Radien beim Aal nicht unmittelbar mit dem Schultergürtel artikulieren, sondern in einer eigentümlichen Vorknorpelmasse endigen, welche ihrerseits an den Schultergürtel anschließt. Ob es sich hier um Reste des Gegenbaurschen Metapterygium handelt, wie wir sie bei Amia finden oder ob wir

1) Außer beim Aal wurden meines Wissens bei Teleosteern nur noch bei Gymnotus electricus durch Sagemehl (18) mehr als 5 Radien, nämlich 8, konstatiert. In Gegenbaurs Vergl. Anatomie, Bd. I, 1898, p. 512 finden wir die Sagemehlsche Abbildung als zu „Malapterurus“ electricus gehörig bezeichnet, und auch in dem nebenstehenden Text wird gesagt, daß es sich um die Gruppe der Siluroiden handelt. So ist durch die Namensverwechslung eine falsche Deutung der Verhältnisse entstanden.

Reste der Knorpelplatte von Polypterus vor uns haben, wage ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls zeigt das Brustflossenskelett des Aales nahe Beziehungen zu den Ganoiden, und ich hoffe Gelegenheit zu finden, diese Verhältnisse näher auch entwickelungsgeschichtlich später zu untersuchen.

Ueber die Entwickelung der Flossenstrahlen und der sog. Hornfäden in der Brustflosse der Forelle.

Während ich die Bildung des Schultergürtels bei der Forelle verfolgte, bearbeitete Herr E. Brohl auf Anregung von Herrn Prof. H. E. Ziegler im hiesigen Institut die Entwickelung der Hornfäden und der Flossenstrahlen, zu welcher Arbeit das von mir fixierte Material benutzt wurde. Brohls Untersuchungen schließen sich an diejenigen von Harrison an. Beide Autoren richteten mehr aus technischen Gründen ihr Hauptaugenmerk auf die unpaaren Flossen. Es schien mir daher wichtig zu sein, die entsprechenden Vorgänge bei der Brustflosse genauer ins Auge zu fassen, wozu meine Präparate gute Gelegenheit boten.

Die Ausscheidung von Knochensubstanz zur Bildung der Flossenstrahlen beginnt bei etwa 1,7 cm langen Forellen; meine nachfolgenden Untersuchungen sind an 7 μ dicken Querschnitten durch 2 cm lange Tiere gemacht, an denen man alle charakteristischen Stadien der Bildung der Flossenstrahlen findet; in der Spitze der Extremitätenfalte trifft man nämlich die jüngsten, nach der Basis zu die älteren Anlagen. Ganz im allgemeinen möchte ich noch unter Hinweis auf die Figuren n und m (Taf. 40) bemerken, daß die Flossenstrahlen als paarige, sich gegenüberliegende, nach außen schwach konvexe Knochenstäbchen angelegt werden. In der Mitte zwischen je zwei Paaren solcher Stäbchen verläuft immer ein Blutgefäß, welches ein Seitenzweig des großen, an der Basis der Flossenstrahlen verlaufenden Gefäßes ist.

Fig. 7 (Taf. 41) zeigt uns eine ganz junge Anlage zur Bildung der Flossenstrahlen, in welcher noch keine Knochensubstanz ausgeschieden ist. Wir erkennen zwei sich gegenüberliegende, der Epidermis zugewandte, epithelartig angeordnete Reihen von Mesenchymzellen *(ob)*, welche Reihen in ihrer Mitte etwas gegen die Epidermis hervorgewölbt sind, während letztere eine entsprechende Vertiefung aufweist. Diese Vertiefung kommt dadurch zustande, daß an der betreffenden Stelle weniger, flachere und protoplasmaärmere Zellen liegen als in den Nachbargebieten, in

denen die Epidermis 3—4-schichtig ist und aus großen, meist kubischen, plasmareichen Zellen besteht; diese Verhältnisse zeigt besonders deutlich die Fig. 8 (Taf. 41).

Die Epidermis ist von dem unter ihr liegenden Mesenchym durch eine Basalmembran scharf abgegrenzt; von dieser ist nun eine Besonderheit zu erwähnen. Sie haftet nämlich fest an dem Osteoblastenlager und auch später an der von diesem ausgeschiedenen Knochensubstanz, wie auf den Figg. 7—10 (Taf. 41) dargestellt wurde, während sie in den Strecken zwischen je zwei Flossenstrahlen an der Epidermis haftet. Infolge hiervon geschieht es leicht, daß auf Querschnitten an jenen Stellen, wo die Befestigung der Membran an der Epidermis in die am Osteoblastenlager übergeht, ein künstlicher Spalt entsteht, der sich am anderen Ende des Osteoblastenlagers wieder schließt; ich verweise auf Fig. 7—10 *K.H.* (Taf. 41).

Ich bespreche nun die Weiterentwickelung der Flossenstrahlen. Fig. 8 (Taf. 41) zeigt uns, daß die Osteoblasten nach der Epidermis hin Knochensubstanz in Form einer zarten Lamelle ausgeschieden haben; letzterer liegt nach außen zu die Basalmembran fest an.

Wir haben es also hier zunächst mit einer einseitigen Abscheidung von Knochensubstanz zu tun, und ich vermag nicht zu sagen, ob diese Art der Knochenbildung bei anderen Hautknochen vorkommt; bei der Bildung der Schultergürteldeckknochen findet eine allseitige Abscheidung von Knochensubstanz statt. Im übrigen ist aber in der Struktur kein Unterschied zwischen den in der Anlage verschiedenen Gebilden zu finden.

Die Osteoblasten sind auf Fig. 8 (Taf. 41) erheblich kleiner gegen die in Fig. 7 (Taf. 41) geworden, wobei man noch berücksichtigen muß, daß Fig. 8 (Taf. 41) stärker vergrößert als Fig. 7 (Taf. 41) dargestellt wurde, und man kann auch weiterhin auf Fig. 9 und 10 (Taf. 41) mit der Weiterentwickelung des Flossenstrahles eine kontinuierliche Volumabnahme der Osteoblasten konstatieren.

Auf Fig. 8 (Taf. 41) sehen wir also nur eine einseitige Abscheidung von Knochensubstanz; auf späteren Stadien hingegen findet man auch auf der äußeren Seite an der Epidermis Osteoblasten liegen, welche, wie Fig. 10 (Taf. 41) lehrt, in ihrer Form und Größe ganz mit denen auf der Innenseite übereinstimmen.

Es entsteht nun die Frage, wie gelangen die Osteoblasten auf die Außenseite der Knochenlamelle, wo doch früher die Basal-

membran sich eng an diese anschmiegte; durchdringen die Osteoblasten die Basalmembran oder bilden sich gar Epidermiszellen zu Osteoblasten um? Die auf Fig. 9 (Taf. 41) abgebildeten Verhältnisse bringen uns der Beantwortung dieser Frage etwas näher. Wir sehen hier, wie von dem proximalen Ende der Flossenstrahlanlage her Osteoblasten vordringen und sich der äußeren Seite der Knochenlamelle anlegen. Es geht mit Deutlichkeit aus dem Bilde hervor, daß die letzteren keine eingewanderten Epidermiszellen sind, sondern aus dem proximalen Osteoblastenlager der Flossenstrahlanlage stammen; das zeigt die Form und Größe der Zellen sowie ihr kontinuierlicher Zug aus dem proximalen Osteoblastenlager. Ob die der Flossenstrahlanlage anliegenden Epidermiszellen bei der Bildung der Knochensubstanz eine Rolle spielen, ist schwer zu sagen. Wie schon oben erwähnt wurde, sind die Epidermiszellen in diesem Gebiet flacher und protoplasmaärmer als in den Nachbargebieten. Ob dies aber rein mechanisch durch den Druck der sich hervorwölbenden Flossenstrahlanlage und die dadurch hervorgerufene Spannung in der Epidermis bewirkt wird, oder ob die Epidermiszellen durch Osmose Stoffe nach innen zu abscheiden, vermag ich nicht anzugeben.

Sicher ist aber, daß die Epidermiszellen hier nicht aus ihrem Verbande ausscheiden.

Wie die Osteoblasten im proximalen Teil der Flossenstrahlanlage auf die Außenseite der Knochenlamelle gelangen, vermag ich mir vorläufig nicht anders zu erklären als durch die Annahme, daß die Basalmembran an der Knochenlamelle teilweise resorbiert wird (Fig. 9, Taf. 41), und daß dadurch den Osteoblasten Zutritt auf die äußere Seite der Knochenlamelle ermöglicht wird.

Aus den Fig. 9 und 10 (Taf. 41) geht nämlich hervor, daß die Basalmembran später nur noch an den Enden der Flossenstrahlanlagen deutlich erscheint und in diese übergeht, während ich sie nicht mehr an der ganzen Außenseite der Knochenspangen erkennen konnte, wie früher.

Aus meiner Darstellung ergibt sich, daß ich für die Entstehung der Flossenstrahlen in der Brustflosse die Beobachtungen bestätigen kann, welche Brohl bei der Schwanzflosse gemacht hat.

Nachdem ich die Bildung der Flossenstrahlen in ihren Hauptzügen beschrieben habe, möchte ich noch kurz unter Zugrundelegung der Fig. 7—10 (Taf. 41) auf die sog. Hornfäden (Elastoidinfäden nach Brohl) eingehen.

Wie aus Fig. 7 hervorgeht, liegen dieselben meist unmittelbar unter der Osteoblastenschicht, bisweilen in einem Hohlraum, welcher von Mesenchymzellen, wahrscheinlich den Substanzvermehrern der Hornfäden, umgeben ist. Sie liegen oft dicht perlschnurartig nebeneinander, und mir schien öfter, als ob sie durch feine Fortsätze verbunden seien; an anderen Stellen liegen sie wieder weiter auseinander. Außerhalb der Osteoblastenlage liegen sie dicht an der Epidermis und dies ist auch das ursprüngliche Verhalten aller Hornfäden, wie Harrison schon fand. Bei 1,5 und 1,65 cm langen Tieren fand ich sehr feine quergetroffene Hornfäden in einer kontinuierlichen Reihe an der Epidermis liegend, ganz ebenso, wie sie in der Brustflosse junger Haie von E. Brohl abgebildet wurden; sie liegen hier wie dort ganz dicht aneinandergedrängt, viel dichter als Harrison sie in seiner Fig. 13 darstellt.

Später, bei etwa 1,75 cm langen Forellen, sehen wir, wie sich an manchen Stellen Mesenchymzellen zwischen Epidermis und Hornfäden, diese in das Innere abdrängend, einschieben; diese einwandernden, epithelartig angeordneten Mesenchymzellen sind es, von welchen die oben beschriebene erste Anlage der Flossenstrahlen ausgeht.

Bevor die Flossenstrahlen angelegt werden, mithin bei Tieren, die kürzer als 1,7 cm sind, enthält die Brustflosse als periphere Stützelemente nur Hornfäden und steht daher der Haifischflosse nahe, bei weiterem Wachstum werden diese dann mehr und mehr durch die Flossenstrahlen verdrängt und erhalten sich nur noch im äußersten Teile der Flosse. Den Einschmelzungsprozeß von Hornfäden in die Flossenstrahlen, wie ihn Brohl bei der Schwanzflosse stellenweise beobachtete, habe ich bei der Brustflosse nicht verfolgt. Im übrigen passen meine Beobachtungen vollkommen zu denjenigen von Harrison und von Brohl.

Jena, Zoologisches Institut, März 1909.

Literaturverzeichnis.

1) Balfour, F. M., A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.
2) Boyer, E. R., The Mesoderm in Teleosts etc. Bull. of the Museum of Comp. Zool. Harv. Univ., Vol. XXIII, 1892, No. 2.
3) Bruch, C., Vergl. osteol. Mitt. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XI, 1862.
4) Braus, Hermann, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Aus Semon, Zool. Forschungsreisen, letztes Kapitel, 1900.
5) Corning, H. K., Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleosteer. Morph. Jahrb., Bd. XXII, Heft 1.
6) Derjugin, K., Die Entwickelung der Brustflosse und des Schultergürtels bei Exocoetus volitans. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCI, 1908.
7) Ducret, E., Contribution à l'étude du développement des membres pairs et impairs des Poissons Téléostéens. Lausanne 1894.
8) Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, 1865.
9) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, 1898.
10) Haller, B., Ueber den Schultergürtel der Teleosteer. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd. LXVII, 1905.
11) Harrison, R. G., Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleosteer. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 1895.
12) — Ueber die Entwickelung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleosteer. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLII.
13) Kopsch, Fr., Die Entwickelung der äußeren Form des Forellenembryo. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LI, 1897.
14) Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte, Bd. III, 1893.
15) — Die Entwickelung der paarigen Flossen des Störs. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, 1897.
16) Parker, W. K., A monograph of the structure and development of the Shouldergirdle and Sternum. London 1868.
17) v. Rautenfeld, Morphologische Untersuchungen über das Skelett der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleosteern. Inaug.-Diss. Dorpat, 1882.
18) Sagemehl, M., Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische III. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
19) Swinnerton, H. H., A contribution to the morphology and development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans. Quart. Journ. of Microsc. Science, Vol. IL, 1906.

20) Swirski, G., Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Diss. Dorpat, 1880.
21) v. Szily, Aurel, Histiogenetische Untersuchungen. I. Teil. Anat. Hefte 1907, Heft 100.
21a) — Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
22) Wiedersheim, R., Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
23) — Grundriß der vergl. Anatomie der Wirbeltiere, 4. Aufl. 1898, 7. Aufl. 1909.
24) Ziegler, H. E., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.
25) — Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXX, 1887.
26) — Die embryonale Entwickelung von Salmo Salar. Inaug.-Diss. Freiburg i/Br., 1882.
27) — Die sog. Hornfäden der Selachier und die Flossenstrahlen der Knochenfische. Zool. Anz., Bd. XXXIII, No. 22/23, p. 721—727.

Erklärung der Tafelfiguren.

Verzeichnis der Abkürzungen.

A.St. Arterienstiel
B. Bucht
B.G. Blutgefäß
B.m. Basalmembran
B.S. Blutsinus
C. Coracoid
Cl. Cleithrum
d.Kst. distale Knorpelstücke
Ep. Epidermis
E.P. Extremitätenplatte
F. Flossenstrahl
F.A. Flossenstrahlanlage
F.a. Foramen anterius *(F.I)*, Scapularloch
F.p. Foramen posterius *(F.II)*
F.c. Foramen coracoideum *(F.III)*
G. Ganglion
G.P. Grundplatte
H. Herz
Hf. Hornfäden
K.B. Knorpelbogen
K.G. Kiemengefäß
K.H. künstliche Höhlung
K.W. Knorpelwulst
A.L. äußere } Knochenlamelle des
I.L. innere } Coracoids
M. Muskel
M.Abd. Musc. abductor
M.Add. Musc. adductor
Mes. Mesenchym
N. Nerv
Ob. Osteoblasten
Pr.p. Processus posticus
Pr.c. Processus coracoideus
Pt. Posttemporale
R. Radius
R.P. Radienplatte
R.R. Randradius
S. Sehne
Sc. Scapula
Sch.g. Schultergürtel
Sch.a Schultergürtelanlage
S.Cl. Supracleithrum
Sp.St. Spangenstück
Zb. Zungenbein

Tafel 39.

Alle Figuren auf $^2/_3$ verkl. Die Farben haben folgende Bedeutung. Knorpel (im Stadium 1 cm auch Vorknorpel) blau; Muskel: rot; Knochen: gelb; undifferenziertes Bindegewebe: hellgrau; Ektoderm: dunkelgrau.

Fig. a—g. Querschnittsbilder durch die rechte Schulter- und Brustflossenanlage einer 1-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 4, T. 16, Abbe.

Fig. a'—i'. Querschnittsbilder durch den rechten Schultergürtel und die Brustflosse einer 1,5-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.

Fig. 1. Ansicht der linken Schultergürtel- und knorpeligen Brustflossenskelettanlage einer 1-cm-Forelle von außen, dargestellt nach einem 100mal vergr. Plattenmodell.

Fig. 2. Maßstab der Ausdehnung des Schultergürtels einer 1,5-cm-Forelle.

Tafel 40.

Knorpel: blau; Knochen: gelb; Muskel: rot; undifferenziertes Bindegewebe: hellgrau; Ektoderm: dunkelgrau.

Fig. a—n. Querschnittsbilder durch die Schultergürtel- und Brustflossenanlage einer 2-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.

Fig. 1 a u. b. Rekonstruktionsfiguren des linken Schultergürtels einer 2 cm langen Forelle, nach einem ca. 100-fach vergr. Plattenmodell gezeichnet. a) Außenseite (= Ventralseite), b) Innenseite (= Dorsalseite).

Tafel 41.

Alle Figuren auf $^1/_2$ verkl. Die Farbenbezeichnung ist dieselbe wie in Taf. 36, nur wurden in Fig. 7—10 statt des fehlenden Knorpels die Hornfäden blau dargestellt.

Fig. a—l. Querschnittsbilder durch den rechten Schultergürtel einer 4-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.

Fig. m—p. Flachschnitte durch die Brustflosse einer 5,3-cm-Forelle, von oben nach unten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.

Fig. 1. Rechter Schultergürtel mit Brustflossenskelett eines ausgewachsenen Lachses, von oben und innen gesehen. 2mal vergr.

Fig. 2. Die Berührung der Zwischensubstanzen des Coracoidfortsatzes und des Cleithrums bei einer 2-cm-Forelle. Zeiß homog. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 4, Abbe.

Fig. 3. Halbschematische Rekonstruktionsfigur des rechten Schultergürtel- und Brustflossenskelettes einer 4-cm-Forelle nach einem ca. 65mal vergr. Plattenmodell. Ansicht von oben. Die zu dieser Figur gehörigen Schnitte a—l derselben Tafel wurden durch gleichbezeichnete Linien eingetragen.

Fig. 4. Brustflossenskelett einer 8-cm-Forelle. *I*, *II* etc. Radien. *1*, *2*, *3* distale Knorpelstücke. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.

Fig. 5. Ein nach 4 Schnitten kombiniertes Bild vom Schultergürtel und knorpeligen Brustflossenskelett eines 3,7-cm-Weißfisches. Linker Schultergürtel von oben. Bezeichnung wie in Fig. 4. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.

Fig. 6. Die beiden ersten Knorpelstücke der distalen Reihe. a) bei einer 2,5-cm-, b) bei einer 3,4-cm-Forelle. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.

Fig. 7. Querschnitt von 7 μ Dicke durch die Brustflosse einer 2 cm langen Forelle, das primäre Osteoblastenlager eines Flossenstrahles und die Hornfäden zeigend. Zeiß Imm. $^1/_{12}$, Ok. 2, T. 16, Abbe.

Fig. 8. Ein Bezirk des gleichen Querschnittes, auf dem die vom Osteoblastenlager der Flossenstrahlen ausgeschiedene Knochensubstanz sichtbar wird.

Fig. 9. Querschnitt derselben Serie. Vom proximalen Osteoblastenlager der Flossenstrahlanlage dringen Osteoblasten auf die äußere Seite derselben vor.

Fig. 10. Die Knochenlamelle des Flossenstrahles ringsum von Osteoblasten umgeben. Fig. 8—10 Zeiß Oel.-Imm. $^1/_{12}$, Ok. 4, T. 16.

Untersuchungen an Walen.

Von

Prof. **W. Kükenthal**, Breslau.

Hierzu Tafel 42—49 und 6 Figuren im Text.

Der Umstand, daß ich in den Besitz neuen und zum Teil recht wertvollen cetologischen Materiales gelangt bin, veranlaßt mich, meine seit langem unterbrochenen Walstudien wieder aufzunehmen, über die ich hier berichten will. Eine bestimmte Reihenfolge der einzelnen Kapitel soll nicht eingehalten werden, vielmehr gedenke ich nur einzelne mich besonders interessierende Themata herauszugreifen.

I. Kapitel.

Haaranlagen bei Zahnwalen.

Ein Aufenthalt an der Zoologischen Station in Rovigno im Frühjahr 1909 gab mir erwünschte Gelegenheit, ein paar frisch erlegte Delphine zu untersuchen, von denen der eine, ein Weibchen, zu *Delphinus delphis*, der andere, ein jüngeres Männchen, zu *Delphinus tursio* gehörte. Die Zahnwale gelten im allgemeinen als völlig haarlos im erwachsenen Zustande, nur bei den Embryonen einiger Arten kommen Haaranlagen an dem Oberkiefer vor, die später wieder verschwinden sollen, und nur von *Inia* wird berichtet, daß auch das erwachsene Tier Haare an der Schnauze besitzt.

Dagegen sind in der Literatur einige Angaben vorhanden, nach welchen auch bei erwachsenen Zahnwalen, wenn auch keine freien Haarschäfte, so doch noch deren Follikel vorkommen können. Wie Braun (1906, p. 146) darlegt, hat zuerst Th. Klein (1741, p. 26, Fig. A u. B, Taf. 2) darauf aufmerksam gemacht, daß nicht nur bei Feten von *Phocaena communis* jederseits zwei Schnurrhaare am Oberkiefer vorkommen, sondern daß sie auch bei erwachsenen Tieren vorkommen können, wenigstens bleiben ihre Follikel als

kleine Grübchen stets bestehen. Diese Grübchen sah Klein freilich für Homologa der bei den Fischen vorhandenen Geruchsgruben an.

Vor Klein hat aber bereits Tyson (1680) in seiner Beschreibung des Braunfisches diese zwei Grübchen jederseits am Oberkiefer geschildert: „on the nose of each side we observed two small holes, that would only admit of a bristle", und die Entdeckung der fetalen Haare am Oberkiefer dieser Art geht bis auf Belon (1551) zurück.

Eine weitere Angabe rührt von Flower her (1874, p. 13), der bei einem jüngeren Exemplare von *Grampus rissoanus* jederseits der Oberlippe 8 sehr kurze weiße Borsten auffand, deren Spitzen gerade über die Hautoberfläche vorragten. Diese Haare waren in zwei Reihen angeordnet, 2 in einer oberen, 6 in einer unteren Reihe.

Bei *Globiocephalus melas* hat Fjelstrup (1888, p. 14) bei erwachsenen Tieren am Oberkiefer und Unterkiefer zahlreiche Poren gefunden, die teils zu kreisförmigen Porenfiguren angeordnet, teils vereinzelt waren. Das Stratum corneum senkte sich in diese Poren mit kegelförmigen Verdickungen ein. Fjelstrup erwähnt auch, daß nach einem Zitate von Eschricht bereits Bennett ähnliches am „black fish" der Südsee gesehen hat, und daß letzterer Autor auf einen Zusammenhang mit Tasthaaren hindeutet.

Fjelstrup selbst fällt kein Urteil, ob die von ihm gefundenen Poren als Haarrudimente resp. leere Haarfollikel aufzufassen sind, und spätere Autoren sprechen sich ebenfalls sehr reserviert darüber aus. So habe auch ich in dem vor 20 Jahren erschienenen ersten Teile meiner Walstudien (1889, p. 16) eine Deutung abgelehnt.

Aehnliche Bildungen am Mundwinkel einer erwachsenen *Balaenoptera sibbaldii* hatte übrigens ein paar Jahre vorher Weber (1886, p. 38) beschrieben und als rudimentäre Haare oder rudimentäre Haarfollikel angesprochen.

Im Jahre 1890 hatte ich (Anat. Anz., Bd. V, p. 238) an der getrockneten Haut einer *Neomeris phocaenoides* Reste eines Hautpanzers auf dem Rücken beschrieben, und dabei folgende Bemerkung gemacht. „Auf jeder Platte erhebt sich ein Tuberkel, aus mehreren konzentrisch übereinanderliegenden Schichten bestehend, in der Mitte desselben befindet sich eine feine Grube, aus der hier und da ein starrer, kurzer, stabförmiger Körper herausragt."

Diesen kurzen starren Körper halte ich nunmehr nach den Befunden, die ich neuerdings bei Delphinen gemacht habe, für

den basalen Teil einer Haarborste, so daß also die auf dem Rücken von *Neomeris phocaenoides* befindlichen Hautplatten in ihrer Mitte Haaranlagen tragen würden. Da es mir damals nicht vergönnt war, mikroskopische Präparate von diesem Objekt anfertigen zu dürfen, kann ich hier nur auf die Wichtigkeit der Untersuchung frischer Haut eines solchen Delphins verweisen. Auch bei dem Embryo, den ich äußerlich betrachten konnte, besaßen die Rückentuberkel eine kleine Grube. Sollte die mikroskopische Untersuchung frischen Materiales meine Vermutung bestätigen, so würde *Neomeris* von allen Zahnwalen in erwachsenen Zustand die meisten Haaranlagen aufweisen. Beim erwachsenem *Delphinus tursio* sind Haarfollikel von Ch. van Bambeke (1888) beschrieben worden. Es zeigten sich auf der vorderen rechten Oberkieferseite 9 kleine, 1 mm im Durchmesser haltende Erhebungen, deren Gipfel porenförmige Vertiefungen aufwies. Der Erhaltungszustand des Präparates war aber ein so schlechter, daß auf den angefertigten Schnitten alle feineren Details verschwunden waren. Es ließen sich Follikel von 16 mm Länge bei 2 mm Durchmesser konstatieren, deren Hohlraum im Querschnitt elliptisch erscheint. Der Inhalt mancher Follikel bestand aus einer homogenen, körnigen, braunen Masse, während andere einen konischen Körper enthielten, in dem kohlensaurer Kalk nachgewiesen werden konnte. Van Bambeke hält diesen konischen Körper für einen von außen eingedrungenen fremden Organismus, kommt aber zu keiner Entscheidung, ob es ein Commensale oder Parasit ist.

Aus diesen Angaben geht ohne weiteres hervor, daß eine erneute Untersuchung dieser Gebilde durchaus am Platze ist, die ich keiner hier folgen lasse.

a) *Delphinus tursio.*

Die genaue Untersuchung der Kopfoberfläche eines frischen männlichen *Delphinus tursio* von 1,51 m Rückenlänge (s. Fig. 1, Taf. 42) ergab auf der rechten Seite der Schnauze eine Anzahl von Haaranlagen, die in einer mit dem Kieferrande parallel laufenden, 2 cm davon entfernten Reihe standen. 8 solcher Anlagen waren zu zählen, die sich äußerlich nur als kleine dunkle, etwas vertiefte Flecke dokumentierten. Unterhalb des dritten Haares von vorn fand sich noch eine neunte Anlage vor. Die in einer Reihe angeordneten Haare standen in folgenden Intervallen, von vorn nach hinten gerechnet: 2,6 cm, 2,3 cm, 1,0 cm, 0,9 cm, 0,8 cm, 0,9 cm

1,15 cm. Das außerhalb der Reihe stehende Haar war vom Kieferende noch 1,3 cm entfernt.

Die 7 Haare, welche sich auf der linken Seite befanden, lagen ebenfalls in einer Reihe und in ziemlich gleichmäßigen Entfernungen, bis auf das vorderste, welches doppelt so weit vom zweiten ab lag, wie die Entfernung der anderen betrug, so daß die Vermutung berechtigt ist, daß hier zwischen erstem und zweitem Haar eine Haaranlage verloren gegangen ist.

Ferner fanden sich einige als letzte Reste von Haaranlagen zu deutende Grübchen am Vorderende des Oberkiefers, und möglicherweise sind auch die eigentümlichen Flecke, welche sich am Unterkieferrande finden, als letzte Andeutungen ehemaliger Haaranlagen aufzufassen. Zweifellos ist dies der Fall bei einem Porenfeld, welches sich in bogenförmiger Furche jederseits oberhalb der Augen hinzieht. Ich fasse diese Porenfelder als letzte Reste der Augenbrauen auf und verweise in bezug auf ihre Lage und Anordnung auf die beiden Abbildungen (Fig. 2 und 3, Taf. 42).

Das über dem linken Auge befindliche Porenfeld hat eine Länge von 2,2 cm und weist etwa 60 Poren auf, die nach hinten zu allmählich auseinandergehen und 4 Längsreihen bilden. Rechts ist das Porenfeld nur 1,5 cm lang, und die Poren sind weniger zahlreich. Auf Querschnitten sieht man, daß das Stratum corneum, welches sich ziemlich scharf von den darunterliegenden Epidermisschichten abhebt, an den Stellen, wo äußerlich die Poren auftreten, follikelartig unter starker Verdickung in die Tiefe einsinkt, etwa den dritten Teil der Dicke der Epidermis erreichend, oft auch seichter (s. Fig. 5, Taf. 43). Diese Bildungen fasse ich als die letzten Rudimente ehemaliger Haarfollikelanlagen auf.

So ergibt sich also die Tatsache, daß am Kopfe des erwachsenen *Delphinus tursio* eine relativ große Zahl von Haaranlagen in allen Stadien des Rudimentärwerdens anzutreffen sind, von dem Felde seichter Poren an der Schnauzenspitze an bis zu den Resten von Augenbrauen und den am besten erhaltenen Haaranlagen in den beiden Längsreihen des Oberkiefers.

Freie Haarschäfte waren in keinem Falle wahrzunehmen, höchstens waren die Haarwurzeln und der Haarbalg ausgebildet, mit deren feinerem Bau wir uns nunmehr beschäftigen wollen.

Da ich einzelne Haaranlagen des Oberkiefers am frischen Tiere ausschneiden und in Sublimatalkohol fixieren konnte, erhielt ich recht gute mikroskopische Präparate, die auf verschiedene Weise, mit Blochmannscher Färbung, Hämotoxylin-Eosin etc. be-

handelt wurden. Es wurden sowohl Querschnitts- wie Längsschnittsserien angefertigt, die folgendes ergaben.

Sämtliche Haarbälge, und das gilt auch für die Anlagen bei *Delphinus delphis*, gehen nahezu senkrecht in die Tiefe, bei *D. tursio* bis 7 mm Länge erreichend.

Die Haaranlagen am Oberkiefer von *D. tursio* sind nur insofern als rudimentär zu bezeichnen, als ein freier Haarschaft und eine innere Wurzelscheide fehlt. Dagegen sind die anderen in die Haut eingepflanzten Teile der Haaranlage sehr wohl und nach dem Typus von Sinushaaren entwickelt. Ich beginne die Darstellung mit der Schilderung der Haarwurzel. Wenn diese sich auch niemals in einen freien Haarschaft fortsetzt, so ist sie doch deutlich ausgebildet, und es ist nicht recht verständlich, wenn van Bambeke diese Bildung so völlig verkennen und von einem eingedrungenen Fremdkörper sprechen konnte. Ein Blick auf die Abbildung Fig. 8 wird genügen, um darzutun, daß wir es hier mit einer zweifellosen Haarwurzel zu tun haben.

Am deutlichsten ist diese Haarwurzel in ihrem untersten Teile, oberhalb der Region, in welcher die Verhornung beginnt.

Die obere Oeffnung des Haarfollikels ist kreisrund und hat einen Durchmesser von etwa $1/2$ mm. In dieser Oeffnung erscheint, bis dicht unter die Hautoberfläche reichend, das Haar, im Querschnitt kreisrund und 0,18 mm im Durchmesser haltend. Weiter in die Tiefe hinab wird der Querschnitt des Haares mehr und mehr elliptisch, im größten Durchmesser 0,3 mm, im kleinsten Durchmesser 0,2 mm haltend. Die Struktur dieses Haares ist folgende. Eine Markschicht fehlt, die Zellen der Rindenschicht sind stark verhornt und ihre Grenzen sind undeutlich. Im oberen Teil des Haares ist die Pigmentierung schwach und findet sich nur im Zentrum etwas kräftiger, während im unteren Haarteil die Pigmentierung ganz allgemein kräftiger und besonders in der Peripherie ausgeprägt ist. Ein Oberhäutchen ist nur im oberen Teile und auch hier nur undeutlich sichtbar.

Während der Haarfollikel an seiner Mündung kreisrund ist, erscheint er etwas tiefer herab oval, und zwar mißt sein Lumen in dem größten Durchmesser ca. 0,78 mm, in dem kleinsten 0,45 mm. Noch tiefer herab bleibt der Querschnitt zwar oval, wird aber viel kleiner (Fig. 6, Taf. 43).

Die Wurzelscheide läßt folgende Schichten erkennen. Zu äußerst liegt eine Schicht kubischer Zellen, die Fortsetzung des Rete Malpighi, nach innen davon treten flachere Epidermiszellen

auf, die bald in langgestreckte ganz flache Zellen übergehen, die auf Querschnitten in konzentrischen Ringen das Lumen des Haarfollikels umgeben. Im unteren Teil der Haaranlage treten die innersten Ringe an das Haar selbst heran, so daß das Lumen des Follikels fast verschwindet, weiter nach oben tritt mit der Vergrößerung des Lumens eine Art Spaltung ein, indem der innerste Teil der Ringschicht am Haar verbleibt und von dem äußeren, an der Haarwurzel verbleibenden durch breite Spalten getrennt wird. Doch finden hier und da noch Ueberbrückungen statt (s. Fig. 7, Taf. 43). Weiter nach oben wird die dem Haarschaft anliegende Ringschicht mehr und mehr rudimentär, und der der Wurzelscheide zugehörige Anteil geht schließlich in das Stratum corneum der Oberfläche über.

Eine Trennung der oben geschilderten Wurzelscheide in eine innere und äußere Wurzelscheide läßt sich nicht durchführen. In der Gegend der Haarzwiebel ist auf Längsschnitten folgendes zu beobachten.

Eine wesentliche Verbreiterung im basalen Teile des Haarbalges findet nicht statt, vielmehr erscheinen die Wände der Wurzelscheide, welche die Haarpapille umgeben, als sehr dünne, fast geradlinige Fortsetzungen der epithelialen Wurzelscheide. Die Papille, welche von diesen übrigens stark pigmentierten Wänden umfaßt wird, ist etwa 0,3 mm breit und 0,2 mm hoch (s. Fig. 8, Taf. 43). Sie hat die Gestalt einer kurzen Säule von elliptischem Querschnitt. Irgendwelche Andeutungen, daß sie aus mehreren Papillen zusammengesetzt sei, wie das Japha (1907, p. 16) von den Papillen der Bartenwalhaare beschreibt, finden sich nicht vor. Das Innere der Papille ist dicht erfüllt mit Cutiszellen, zwischen die sich spärliche Blutgefäße von untenher hereindrängen.

Der bindegewebige Haarbalg besteht aus zwei Schichten, die durch weite Blutsinus voneinander getrennt sind. Die innere, der Wurzelscheide anliegende Schicht ist zwar ziemlich dünn, aber sehr kompakt und besteht aus dichtgedrängten Längsfasern. Auf Querschnitten lassen sich in ihr zahlreiche Querschnitte von Nerven wahrnehmen. Nach außen von dieser Schicht folgen dann zahlreiche weite Blutsinus, die durch dünne Bindegewebsbalken voneinander getrennt sind.

Bündel von Längsfasern, in denen vielfach Venen eingebettet sind, liegen auch an der Innenseite des äußeren bindegewebigen Haarbalges, der sonst aus Ringfaserbündeln besteht, die in der Tiefe allmählich schräg nach unten gerichtet verlaufen und Blut-

gefäße und Nerven enthalten. Eigentümliche rundliche Körperchen, aus konzentrisch geschichteten Zellen bestehend, die der inneren Schicht des bindegewebigen Haarbalges eingelagert sind, mögen vielleicht Nervenendkörperchen ähnlich den Pacinischen Körperchen sein.

Zahlreiche Blutgefäße sind außerdem im bindegewebigen Haarbalg selbst zu bemerken. Der gesamte Haarbalg macht also keineswegs einen rudimentären Eindruck, sondern im Gegenteil, besonders durch die große Haarpapille wie die reiche Innervation und Blutzufuhr, den eines sehr hochentwickelten Organes. Rudimentär ist nur der Haarschaft, während die Haarwurzel durchaus nicht rückgebildet ist. Nicht vorhanden sind ferner Talgdrüsen und Haarmuskeln, und auch für einen Haarwechsel sprechen keinerlei Anzeichen.

So stellen sich also die Haaranlagen an dem Oberkiefer von *Delphinus tursio* als Sinushaare dar, bei denen der freie Haarschaft, Talgdrüsen und Haarmuskeln rudimentär geworden sind, während der Haarbalg ganz besonders entwickelt und zweifellos als ein eigenartiges Hautsinnesorgan aufzufassen ist.

b) *Delphinus delphis.*

Bei *Delphinus delphis* fand ich ebenfalls am erwachsenen Tiere Haaranlagen am Kopfe auf. *Delphinus delphis* gilt ganz allgemein als völlig haarlos, wenigstens habe ich in der Literatur keinerlei Bemerkung über Haaranlagen beim erwachsenen Tiere angetroffen. Dagegen ist es schon lange bekannt (siehe Kükenthal 1889, p. 15), daß den Feten dieser Art 6 Paar Haaranlagen zu beiden Seiten des Oberkiefers in je einer Längsreihe zukommen. Als ich ein erwachsenes Weibchen von *Delphinus delphis* von 2,21 m Länge, welches mir in frischem Zustande vorlag, genauer daraufhin untersuchte, fand ich diese Haaranlagen auch beim erwachsenen Tiere wieder auf (s. Fig. 4, Taf. 42). Sie gehen also nicht zugrunde, wie man früher annahm, sondern nur der freie Haarschaft geht verloren, der Haarbalg dagegen ist, wie bei *D. tursio*, hoch entwickelt.

Diese Haaranlagen dokumentieren sich äußerlich als kleine dunkelgefärbte, ovale bis kreisförmige Grübchen, aus deren Mitte ein weißlicher Punkt — das Haar — schimmert. Keinesfalls sind sie leicht wahrzunehmen, und es ist wohl zu verstehen, daß sie bis jetzt vollkommen übersehen wurden. Sie befinden sich in der

proximalen Schnauzenhälfte, eine vollständig gerade Reihe bildend und in annähernd gleich weiten Entfernungen voneinander.

Zu meiner Ueberraschung fand ich bei weiterer Durchmusterung der Oberfläche des Kopfes, daß diese 6 Paar bereits beim Embryo beschriebenen Haare nicht die einzigen sind, welche beim Erwachsenen vorkommen, sondern daß sich noch weitere Haaranlagen finden. Auf der linken Kopfseite stehen jenseits der tiefen Furche, welche die Schnauze von der steilen Stirn trennt, 4 weitere Haare, ungefähr in der Verlängerung der Längsreihe, welche die 6 Oberkieferhaare bilden, und mehr nach der Mittellinie zu finden sich an der Stirn noch 2 weitere Haare. Auf der rechten Kopfseite sind in der Verlängerung der Oberkieferreihe nur noch 2 Haare an der Stirnseite zu erblicken. Insgesamt hat also vorliegender Delphin 20 Haaranlagen am Kopfe stehen. Außerdem sind eine Anzahl ziemlich regelmäßig angeordneter kleiner dunkler pigmentierter Gruben oder auch Erhebungen vorhanden, die besonders an den Rändern von Ober- wie Unterkiefer vorkommen. Auch diese Grübchen sind in Längsreihen angeordnet. Ferner ist folgendes zu konstatieren. Bei aufmerksamer Betrachtung der Hautoberfläche mittels starker Lupe erkennt man auf der rechten Kopfseite 4,2 cm hinter dem hinteren Augenwinkel ein Porenfeld, das eine schmale, von oben nach unten und etwas nach vorn zu ziehende flache Rinne von 1,1 cm Länge darstellt.

In dieser Rinne sieht man kleine, dunkler gefärbte kreisrunde Grübchen unter 1 mm Durchmesser, und diese Grübchen stehen paarweise in 2 Reihen zusammen, etwa 16 an der Zahl. Verfolgen wir diese Rinne weiter ventralwärts zu, so sehen wir sie nach 3,5 cm breiter Unterbrechung wieder auftreten, in gleicher Richtung ziehend und etwa 2 cm lang. Auch hier sind die gleichen kleinen Grübchen recht regelmäßig und paarig in 2 Längsreihen gestellt, zusammen etwa 24.

Von Wichtigkeit ist es, daß unter der oberen rinnenförmigen Vertiefung der zu einem weißlichen dünnen Strang obliterierte äußere Gehörgang endigt.

Ganz dieselbe Erscheinung bietet nun auch die linke Kopfseite dar. Hier liegt das obere Porenfeld 4 cm vom hinteren Augenwinkel entfernt, und auch das untere Porenfeld ist in gleicher Lage vorhanden.

Schon die regelmäßige bilaterale Anordnung spricht dafür, daß wir in diesen Gebilden keine zufälligen Erscheinungen vor uns haben. Die genauere Untersuchung der Grübchen zeigt, daß auf

ihrem Boden das Stratum corneum sich linsenförmig verdickt und in die tieferen Schichten der Epidermis hinabsinkt. Diese Einsenkung kann man sehr wohl als das letzte Rudiment einer ehemaligen Haarfollikelanlage betrachten, denn ganz ähnlich sehen z. B. die Follikelreste am Oberkiefer der erwachsenen Braunfische aus. Uebrigens erinnern diese Poren an die ganz ähnlichen Bildungen, welche FJELSTRUP (1888, p. 14) bei *Globiocephalus melas* beschreibt. Auch diese Bildungen bin ich nunmehr geneigt als rudimentäre leere Haarfollikel aufzufassen.

Was nun den feineren Bau der Haaranlagen von *Delphinus delphis* anbetrifft, so ist im allgemeinen eine Uebereinstimmung mit denen von *D. tursio* zu konstatieren. Doch fehlt es auch nicht an Abweichungen. Das Haar selbst ist viel rudimentärer als bei *D. tursio* und macht einen morschen, zerfallenen Eindruck. Die Wurzelscheide ist im Querschnitt stark längsoval und zeigt ebenfalls die beiden Schichten, zu äußerst ein kubisches Epithel nach innen zu eine dicke Schicht zu langen, zirkulär gelagerten Fasern ausgezogener Zellen, deren innerste Lagen sich an den rudimentären Haarschaft anlegen.

Ganz auffällig ist aber das Vorhandensein zweier Längsleisten, die in der Verlängerung der großen Achse der Haarwurzel, also an deren beiden Schmalseiten liegen. Diese beiden epithelialen Leisten springen weit ins Bindegewebe hinein und lassen sich tief herab bis in die Gegend der Haarpapille verfolgen (s. Fig. 9, Taf. 43). Nach oben zu nehmen sie einen etwas anderen Charakter an, indem sie auf dem Querschnitt kürzer und dicker erscheinen und sich an den Enden gabeln. Derartige Bilder können den Eindruck hervorrufen, als ob hier acinöse Drüsen vorhanden wären, doch ist die Aehnlichkeit nur eine ganz oberflächliche. Man kann diese beiden Lamellen bis nahe unter die Mündung des Haarfollikels verfolgen. Sie würden den Haaranlagen von *D. delphis* ein ganz bestimmtes Gepräge geben, wenn sie bei allen Haaranlagen vorkämen, was indes nicht der Fall ist, denn bei einer Anlage habe ich sie nur in Spuren und nur im oberen Teile wiederfinden können.

Am bindegewebigen Haarbalg fällt die starke Entwickelung der inneren Längsfaserschicht auf, die von zahlreichen Blutgefäßen und Nerven durchsetzt ist. Die Blutsinus treten dagegen an Ausdehnung sehr zurück und finden sich in ausgedehnterem Maße nur im oberen Teile des Haarbalges. In der inneren Längsfaserschicht treten zahlreiche rundliche Gebilde auf, aus konzentrisch ge-

schichteten Bindegewebszellen bestehend. Möglicherweise sind es Nervenendkörper, ähnlich den Pacinischen Körperchen.

Die Haarpapille ist der von *D. tursio* durchaus ähnlich. Eine Aufwölbung der Haarzwiebel findet nicht statt und die Papille ist zwar breit, aber niedrig und stellt etwa einen kurzen Zylinder dar.

An diese Untersuchung der Haaranlagen erwachsener Zahnwale schließe ich einige Bemerkungen über Haaranlagen bei Feten an und beschränke mich hier auf ein paar Arten, die wegen ihrer Seltenheit wohl kaum bald wieder zur Untersuchung kommen dürften, während über andere Zahnwalhaare von Japha eine Arbeit in Aussicht gestellt worden ist.

c) Fetalhaare von *Platanista gangetica* und anderen Zahnwalen.

Die Bemerkung Eschrichts (1849, p. 74): „Bei den Delphinen beschränkt sich der Haarwuchs fast immer (nämlich soviel man weiß, nur mit Ausnahme von *Inia*) auf die Oberlippe, ist somit als Schnurrbart zu betrachten", kann nicht mehr volle Gültigkeit beanspruchen, da auch bei *Platanista gangetica* Fetalhaare am Oberkiefer wie Unterkiefer vorkommen.

Es lag mir der Fetus einer *Platanista* vor, der aus dem Stuttgarter Museum stammt, und den Herr Kollege Lampert so freundlich war, mir zur Bearbeitung anzuvertrauen. Dieser Fetus, männlichen Geschlechts, ist, über den Rücken gemessen, 89 cm lang. also nahezu ausgetragen.

Die Behaarung des Vorderkopfes ist eine relativ reichliche. Am Unterkiefer stehen jederseits 2 Längsreihen von Haaren. Die obere Längsreihe enthält nur 2 resp. 3 Haare, die an der Spitze in Entfernungen von 8—9 mm voneinander stehen. Darunter liegt eine zweite Reihe von je 8 Haaranlagen, die in gleichen Abständen von 8 mm einander folgen und natürlich viel weiter nach hinten ziehen als die obere Haarreihe. Von den vordersten Haaren ist jedes untere vom entsprechenden oberen 4 mm entfernt. Von den 8 Haaranlagen der unteren Haarreihe haben nur die beiden hintersten keinen äußeren Haarschaft aufzuweisen, bei den vordersten ist er über 1 cm lang und ziemlich dick. Meist sind diese Haare etwas gekrümmt, ihre Farbe ist gelbweiß.

So sind also allein am Unterkiefer 20 wohlausgebildete Haaranlagen vorhanden.

Am Oberkiefer ist die Haarverteilung nicht so regelmäßig, doch läßt sich auch hier eine Anordnung in undeutlichen Längs-

reihen wahrnehmen. Vorn stehen die Haare etwa 6 mm weit voneinander entfernt, einige finden sich auch noch ein Stück weit die steil abfallende Stirn hinauf. Deutlicher als am Unterkiefer läßt sich am Oberkiefer erkennen, daß die Haare aus kleinen kreisförmigen Erhebungen entspringen. An anderen Stellen des Körpers vermochte ich keine Haare aufzufinden.

Es wäre sehr interessant zu erfahren, ob bei diesem Flußdelphin wie bei *Inia* die Haare resp. die Haarwurzeln beim erwachsenen Tiere persistieren. Es ist mir wahrscheinlich, doch habe ich in der Literatur darüber nichts finden können, auch in der umfangreichen Arbeit von Anderson (1878) nicht, der nur bei einem Embryo das Vorkommen von Haaranlagen meldet.

Jedenfalls ist die relativ reiche Behaarung des Vorderkopfes von *Platanista*, wie sie beim Fetus auftritt, eines der Merkmale, welche die primitive Stellung von *Platanista* in der Ordnung der Zahnwale darzutun vermögen.

Die Untersuchung einer Querschnittsserie durch eine Haaranlage des Platanistafetus ergab, daß der Bau des Haares der gleiche ist wie bei anderen Zahnwalen. Die Haarpapille ist von annähernd kreisrundem Querschnitt und zeigt an ihrer Oberfläche eine schwache radiäre Faltung. Die Wurzelscheide besteht aus einem vom Rete Malpighi stammenden kubischen Epithel, das nach innen zu in konzentrisch geschichtete flache Epithelzellen übergeht, die bis zum Haarschaft herangehen. Im Haarschaft läßt sich eine deutliche Markschicht nicht wahrnehmen. Der bindegewebige Haarbalg ist mit großen Blutsinus durchsetzt.

Da es mich interessierte, auch den Bau anderer Zahnwahlhaare kennen zu lernen, untersuchte ich weiterhin fetale Oberkieferhaare eines japanischen Delphins. 4 dieser Feten standen mir aus dem Münchener Museum zur Verfügung von verschiedener Größe, von 22, 37,5, 40,5 und 56 cm Rückenlänge. Bei allen 4 Exemplaren war der Oberkiefer jederseits mit einer kurzen Reihe dichtstehender Haare besetzt, und zwar fanden sich bei 3 Exemplaren je 6 Haare vor, bei dem vierten, dem Fetus von 40,5 cm Rückenlänge, dagegen nur 4 Haare. Sehr auffällig war die geringe Ausdehnung der Haarreihe, die stets im proximalen Oberkieferteile stand, sie betrug beim kleinsten Fetus nur 6 mm, beim nächstgrößeren links 10 mm, rechts 14 mm, und beim größten links 13 mm, rechts 14 mm, während die 4 Haare des Fetus von 40,5 cm Rückenlänge jederseits in einer Längsreihe von nur 9 mm standen.

Bei allen 4 Feten hatten die Haare die gleiche Lage am Kopfe, am hinteren Teile des Oberkiefers und ziemlich weit vom Kieferrande entfernt.

Den Bau dieser Haare untersuchte ich auf Querschnitts- und Längsschnittsserien, die ich von den betreffenden Hautstücken des größten Fetus anfertigte. Auffällig ist die starke Pigmentierung der äußeren Schicht der Wurzelscheide. Das Haar selbst ist von kreisrundem Querschnitt (Fig. 10) und enthält in seinem Inneren nur eine Art von Zellen, so daß also eine besondere Markschicht fehlt. Die Wurzelscheide geht bis an den Haarschaft heran, ihn in konzentrischen Schichten umfassend. Die großen Blutsinus, welche in dem bindegewebigen Haarbalg liegen, sind nicht regelmäßig radial angeordnet. Die Haarpapille ist flach, aber sehr breit, ihre Oberfläche ist vollkommen eben (Fig. 11).

Schließlich möchte ich noch bemerken, daß an einem Embryo von *Steno guianensis* aus dem Stuttgarter Museum jederseits des Oberkiefers 7 Haare in einer Reihe standen und unter dem zweiten und dritten Haare nach dem Kieferrande zu ein weiteres achtes Haar vorhanden war.

Diese Notiz mag im Hinblick darauf nicht überflüssig sein, daß die Zahl der Haaranlagen am Oberkiefer für die einzelnen Arten recht konstant zu sein scheint, wie bereits Eschricht vermutete.

d) Zusammenfassung.

Während bei einigen wenigen Zahnwalen Haaranlagen weder bei Erwachsenen noch bei Feten vorkommen *(Beluga, Monodon)*, finden sich bei anderen Arten Haaranlagen bei Feten vor, und sitzen hier meist in je einer Reihe am Oberkiefer. Die Zahl dieser Fetalhaare ist für die einzelnen Arten recht konstant. Bei *Platanista gangetica* findet sich am Fetus eine reichlichere zerstreute Behaarung am Vorderkopfe und am Unterkiefer.

Bei manchen Arten können auch beim erwachsenen Tiere Haaranlagen persistieren, so bei *Delphinus delphis, D. tursio* und *Inia geoffroyi*. Auch bei *Phocaena communis* können die beiden Fetalhaare jederseits erhalten bleiben, oder wenigstens deren Follikel. Bei *Inia geoffroyi* finden sich Haare beim erwachsenen Tiere auch am Unterkiefer. Wahrscheinlich sind die stabförmigen Körper, die in den Poren auf den Rückenplatten von *Neomeris phocaenoides* sichtbar werden, auch Haaranlagen.

Für alle Haaranlagen bei Zahnwalen ist charakteristisch die

starke Entwickelung des Haarbalges, der in seinem oberen Teile stark mit Blutsinus durchsetzt ist und zahlreiche Nerven enthält. In dieser Hinsicht ist also das Zahnwalhaar als ein hochentwickeltes zu bezeichnen. Diese von mir schon vor 20 Jahren vertretene Auffassung (1889, p. 15) wird von Rawitz (1906, p. 37) neuerdings bestritten. Ich ziehe es aber vor, bei meiner Anschauung zu bleiben. Die Haarpapille ist ein einheitliches großes Gebilde, von rundlichem bis ovalem Querschnitt und geringer Höhe. Ihre Oberfläche ist abgeflacht und einheitlich, nur von den Fetalhaaren von *Phocaena communis* gibt Rawitz (1906, p. 34, Taf. 3, Fig. 6p) an, daß der mittlere Teil sich in drei handschuhfingerförmige Zipfel aufspalte, und bei den Fetalhaaren von *Platanista gangetica* habe ich leichte radiär gestellte Erhebungen auf der Haarpapille angetroffen. Bei allen übrigen Formen, insbesondere auch bei den erwachsenen Tieren, waren die Haarpapillen durchaus einheitliche Bildungen.

Der bindegewebige Haarbalg besteht aus einer derben äußeren Schicht von vorwiegend Ringfasern, die nach unten zu von Längsfasern abgelöst werden, und einer inneren Schicht von Längsfasern, die im unteren Teile der Haaranlage sehr stark entwickelt ist, während im oberen Teile Blutsinus auftreten, die durch dünne bindegewebige Brücken voneinander getrennt, kranzartig das Haar umgeben. In der inneren Schicht verlaufen neben zahlreichen Blutgefäßen auch Nerven, und gewisse kleine Körperchen, aus konzentrisch geschichteten Lamellen bestehend, dürften deren Endorgane darstellen.

Die Wurzelscheide besteht nur aus der Follikelwand, außen von kubischen Epithelzellen gebildet, die nach innen zu immer flacher werden und schließlich konzentrische Ringe langausgezogener Zellen bilden. Die innersten Schichten lösen sich teilweise ab und treten mit dem Haare in Verbindung.

Am Haar selbst ist der Schaft nur fetal erhalten, bei erwachsenen Tieren fehlt er, mit Ausnahme von *Inia*. Die Haarwurzel ist stark rudimentär. Eine Markschicht war nirgends zu erkennen, und die Rindenschicht, welche das Haar bildet, ist nur in ihrem unteren Teile besser erhalten. Auch die Haarcuticula ist rudimentär.

So sehen wir also in dem Zahnwalhaar ein Gebilde vor uns, bei dem sich hochentwickelte und rudimentäre Merkmale innig vermengen. Hochentwickelt ist der bindegewebige Haarbalg mit seinem Blutsinus und zahlreichen Nerven, welche vermuten lassen, daß

wir es hier mit einem aus einer Sinushaaranlage umgewandelten Sinnesorgan zu tun haben. Hochentwickelt ist ferner die mächtige Haarpapille von einheitlichem Bau. Dagegen wird der Haarschaft selbst rudimentär, ebenso die Haarwurzel, es fehlt die innere Wurzelscheide, ebenso fehlen Haardrüsen und Arrectores pilorum, und für einen Haarwechsel sind keine Anzeichen vorhanden.

Die Tatsache, daß derartige aus Sinushaaren umgewandelte Hautsinnesorgane nur bei einigen Arten vorkommen, sowie daß auch bei diesen außerdem noch vollkommen rudimentäre Haaranlagen auftreten, während es andererseits Zahnwale gibt, die selbst nicht in Spuren Haaranlagen aufzuweisen haben, macht folgenden Reduktionsprozeß wahrscheinlich. Die ursprüngliche Säugetierbehaarung der Zahnwale ist schon sehr frühzeitig geschwunden, nur die besonders am vorderen Teile des Kopfes befindlichen Sinushaare erhielten sich teilweise und nur bei einigen Arten und wandelten sich in Hautsinnesorgane um.

Vergleichen wir die Zahnwalhaare mit denen der Bartenwale so sehen wir zunächst mancherlei Uebereinstimmungen. Die Behaarung der Bartenwale ist relativ reicher als die der Zahnwale, aber ebenfalls auf den Vorderkopf beschränkt. Auch die Bartenwalhaare sind Sinushaare, mit mächtig entwickeltem Haarbalg, in dem zahlreiche, einen weiten Blutsinus enthaltende, von unten kommende Nervenfasern verlaufen. Der Haarschaft dagegen ist rudimentär, ebenso die Wurzelscheide. Drüsen und Haarmuskeln fehlen. Wie Japha (1907, p. 17) vermutet, ist der hochentwickelte Haarbalg als funktionierendes Hautsinnesorgan anzusprechen. Auch das stimmt mit den Befunden bei Zahnwalhaaren überein. Dagegen findet sich im Bau der Haare insofern ein erheblicher Unterschied, als bei den Bartenwalen nicht eine Haarpapille vorhanden ist, sondern eine ganze Anzahl seitlich eintretender, die asymmetrisch angeordnet sind. Dagegen ist bei den Zahnwalen die Haarpapille stets ein durchaus einheitliches Gebilde.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1741 Klein, J. Th., Historiae piscium naturalis promovendae missus secundus de piscibus per pulmones spirantibus. Fig. A u. B, Taf. 2.

1849 Eschricht, Untersuchungen über die nordischen Waltiere.
1874 Flower, On Risso's Delphin. Transactions Zool. Soc., London.
1878 Anderson, D., Anatomical and Zoological Researches in Western Yunnan. London.
1886 Weber, M., Studien über Säugetiere. Fig. 5, E. II, Taf. 1.
1888 Van Bambeke, Ch., Sur des follicules rencontrés dans l'épiderme de la machoire supérieure chez le *Tursiops tursio*. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg., 5. Sér., T. XV, p. 503.
1888 Fjelstrup, A., Ueber den Bau der Haut bei *Globiocephalus melas*. Zool. Anz., Bd. XI, p. 11.
1889 u. 1903 Kükenthal, Vergl. anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Jena.
1890 — Ueber Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anat. Anz., Bd. V, p. 237.
1906 Braun, M., Einiges über *Phocaena communis* Less. Zool. Anz., Bd. XXIX, p. 146.
1906 Rawitz, Ueber den feineren Bau der Haare von *Megaptera boops* Fabr. und *Phocaena communis* Cuv. Intern. Monatsschr. Anat. Physiol., Bd. XXIII.
1907 Japha, A., Ueber die Haut nordatlantischer Furchenwale. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XXIV.
1909 Kükenthal, Haare bei erwachsenen Delphinen. Anat. Anz. Bd. XXXV, p. 8.

Tafelerklärung.

Tafel 42.

Fig. 1. Kopf eines männlichen *Delphinus tursio* von 1,51 m Rückenlänge.

Fig. 2. Linkes Auge mit Augenbrauen von *Delphinus tursio*.

Fig. 3. Rechtes Auge von *D. tursio*.

Fig. 4. Kopf eines weiblichen *Delphinus delphis* von 2,21 m Rückenlänge.

Tafel 43.

Fig. 5. Querschnitt durch die Haut von *D. tursio* im Gebiete einer der Augenbrauenporen. *st.c* Stratum corneum, *c* Cutis, *h* Haarfollikelrudiment.

Fig. 6. Querschnitt durch den unteren Teil einer Haaranlage des Oberkiefers von *D. tursio*. *hw* Haarwurzel, *e* Wurzelscheide, *rm* Rete Malpighi, *bs* Blutsinus, *iHb* innere Haarbalgschicht, *äHb* äußere Haarbalgschicht, *N* Nerv.

Fig. 7. Querschnitt durch den oberen Teil einer Haaranlage des Oberkiefers von *D. tursio*. Bezeichnungen wie in Fig. 6.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine Haarpapille von *D. tursio.* Bezeichnungen wie in Fig. 6. *p* Haarpapille, *pg* Gefäß der Haarpapille, *h* Haar.

Fig. 9. Querschnitt durch den unteren Teil einer Haaranlage von *D. delphis.*

Fig. 10. Querschnitt durch ein Fetalhaar eines japanischen Delphins. Bezeichnungen wie in Fig. 6.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Haarpapille des Fetalhaares eines japanischen Delphins.

II. Kapitel.

Ueber die äusseren Körpermerkmale von *Delphinus delphis* und *Delphinus tursio.*

Während meines diesjährigen Frühjahrsaufenthaltes an der Zoologischen Station in Rovigno hatte ich häufiger Gelegenheit, Delphine zu beobachten, die in die Nähe der Küste kamen.

Wenn der Landwind, die Bora, wehte, so waren sie nicht zu sehen, nur bei den vom Meere kommenden Winden, besonders dem Südwind, traten sie auf. Selten einzeln, stets zu zweien, und dann meist ein größeres und ein kleineres Tier, also höchstwahrscheinlich ein Weibchen mit Jungen, öfters auch in größerer Zahl bis zu 10 Stück. Ihr Auftreten an der Küste steht wohl im Zusammenhang mit der aus kleinen Fischen bestehenden Nahrung, die bei den von der See wehenden Winden näher der Küste zugetrieben wird. Unschwer läßt sich beobachten, daß die hier vorkommenden Delphine zwei verschiedenen Arten angehören. Die einen mit längerer spitzerer Schnauze und bunterer Zeichnung und Färbung, die anderen mit kürzerer und stumpferer Schnauze und mehr gleichmäßiger grauer Färbung. Beide Arten werden stets gesondert voneinander beobachtet. Erstere Art ist *Delphinus delphis* L., letztere *Delphinus tursio* Fabr.

Die Jagd auf diese Tiere war insofern mit Schwierigkeiten verknüpft, als das der Zoologischen Station gehörige kleine Motorboot, auf dem wir unsere Ausflüge auf See unternahmen, zuviel Lärm machte und die Tiere stets verscheuchte. An eine Verfolgung der einmal aufgescheuchten Delphine war aber nicht zu

denken, da ihre Schnelligkeit eine sehr viel größere war, als die unseres Bootes. Besser gelang es vom Dampfer aus den Tieren nahezukommen und sie zu beobachten. Es scheint, als ob sie an das vom Dampfer erzeugte Geräusch mehr gewöhnt sind. Zahlreiche Beobachtungen ergaben mir, daß die Zeitdauer, während welcher die Tiere tauchten, fast stets 3 Minuten betrug, dann kamen sie auf 30 Sekunden an die Oberfläche, um zu atmen, und verschwanden hierauf wieder. Unter Wasser legten sie oft große Strecken zurück. Wenn dieser Zeitraum von 3 Minuten wohl als normale Tauchzeit anzusprechen ist, so scheint es doch sicher, daß die Tiere gelegentlich auch sehr viel länger tauchen können. Mehrfach beobachteten wir, daß ein untergetauchtes Tier nicht wieder vor unseren Blicken erschien, trotzdem die See spiegelglatt war, mehrere Personen das Auftauchen überwachten und eine große Meeresfläche überschaut werden konnte. In diesem Falle kann nur angenommen werden, daß die Tiere sehr viel länger tauchten und dabei schwimmend eine so große Strecke zurücklegten, daß sie aus dem Gesichtskreis der Beobachter völlig entschwanden.

Von seiten der istrianischen Fischer wird auf Delphine nicht gejagt, ganz gelegentlich aber kommt es vor, daß ein Delphin in ein ausgesetztes Fischernetz gerät, sich in die Maschen verwickelt und ertrinkt. Es ist daher mit großen Schwierigkeiten verknüpft, hier Delphine zu erhalten, und es war für mich eine freudige Ueberraschung, als ich nach der Rückkehr von einem 3-tägigen wieder erfolglosen Jagdausfluge zur See ein schönes Exemplar von *Delphinus delphis* in der Station vorfand, das von dem Stationsschiff der Zoologischen Station in Triest erbeutet und mir von Herrn Kollegen Cori in dankenswertester Liberalität zur Untersuchung überbracht worden war.

a) *Delphinus delphis* L.

Zwar ist die äußere Körperform von *Delphinus delphis* schon des öfteren beschrieben worden, doch glaube ich, daß es nicht überflüssig ist, das gleiche nochmals zu tun, da es noch immer an exakten Beobachtungen fehlt und meine Darstellung durch photographische Aufnahmen des frischen Tieres gestützt werden kann, die bis dahin vermißt wurden.

Das Exemplar war ein Weibchen von 221 cm Gesamtlänge über dem Rücken gemessen, während die Seitenlänge von der Schnauzenspitze über den Brustflossenansatz bis zur Schwanzkerbe

215 cm betrug. Weitere Maße sollen in einer Tabelle vorgeführt werden.

Schnauzenspitze—Stirnansatz	16	cm
Stirnansatz—Hinterrand des Spritzloches	22	„
Spritzloch—vorderer Ansatz der Rückenflosse	65	„
Basis der Rückenflosse	37	„
Höhe der Rückenflosse von der Mitte der Basis aus gesehen	27	„
Höhe über den Vorderrand der Rückenflosse	40	„
senkrechte Linie von der Spitze der Rückenflosse zur Mittellinie des Rückens	20	„
vom hinteren Ende des Rückenflossenansatzes zur Schwanzkerbe	81	„
Gesamtlänge über den Rücken	221	„
Seitenlänge von der Schnauzenspitze über den Brustflossenansatz zur Schwanzkerbe	215	„
Länge der Schnauzenöffnung	28,5	„
vom Mundwinkel zum Vorderrand der Augenöffnung	5,3	„
vom Hinterrand der Augenöffnung bis zur Ohröffnung	4	„
von der Schnauzenspitze bis zum vorderen Brustflossenansatz	50	„
vom After zur Schwanzflossenkerbe	57,5	„
Körperhöhe in der Gegend des vorderen Ansatzes der Rückenflosse	40	„
Körperhöhe in der Gegend des Afters	26	„
Körperhöhe am Beginn des Ansatzes der Schwanzflosse	11,5	„
Breite des Brustflossenansatzes	12,5	„
Vorderrand der Brustflosse mit Krümmung	38	„
Hinterrand der Brustflosse, direkt gemessen	25	„
Breite des Schwanzflossenansatzes	16	„
direkte Breite des Hinterrandes des linken Schwanzflossenflügels	28	„
direkte Breite des Hinterrandes des rechten Schwanzflossenflügels	27,5	„
Vorderrand des linken Schwanzflossenflügels	36	„
Vorderrand des rechten Schwanzflossenflügels	34,5	„

Eine Abbildung des Exemplares habe ich auf Fig. 1 (Taf. 44) gegeben. Diese Abbildung ist ausgeführt auf Grund photographischer Aufnahmen, sowie Farbenskizzen des frischen Objektes und obiger Messungen.

Besondere Aufmerksamkeit wandte ich der Frage der äußeren Asymmetrie zu. Schon aus den oben gegebenen Maßen erhellt, daß die Schwanzflosse nicht vollkommen symmetrisch ist, indem der linke Schwanzflossenflügel größer ist als der rechte. Ferner möchte ich hervorheben, daß der linke Flügel mit seiner Spitze etwas aufwärts gedreht war, der rechte dagegen etwas mehr abwärts, und in der ca. 3,8 cm tiefen Schwanzkerbe überlappte der linke Schwanzflossenflügel den rechten ganz evident.

Ferner fiel mir auf, daß das Spritzloch nicht genau in der Medianen liegt, sondern auf die linke Hälfte verschoben erscheint. Diese Verlagerung nach links ist nicht unbeträchtlich und beträgt etwa 1 cm. Außerdem ist das etwa halbkreisförmig gebogene, 2 cm breite Spritzloch etwas schief gelagert, indem der linke Schenkel weiter nach vorn gezogen ist als der rechte. Die Abbildung Fig. 8 (Taf. 46), auf welcher die Symmetrielinie durch einen Faden markiert ist, wird diese Verlagerung illustrieren. Die Symmetrielinie ist dadurch gewonnen worden, daß ein Faden von der Mitte der Schnauzenspitze über den Kopf zur Mitte des Foramen magnum gespannt worden ist.

Nirgends erwähnt finde ich eine am frischen Tiere deutlich bemerkbare Einsenkung in der Dorsallinie, welche sich vom Spritzloch nach hinten zieht. Diese Vertiefung kommt auf der Photographie Fig. 4 (Taf. 45) deutlich heraus, und ferner möchte ich nicht zu erwähnen unterlassen, daß von dem Spritzloch aus bis zum Stirnpunkt ein breiter medianer Streifen von heller Farbe der Stirn entlang zieht. Ich tue dieses Streifens deshalb besonders Erwähnung, weil ich ihn auch bei *Delphinus tursio* und anderen Zahnwalen beobachtet habe. Asymmetrisch ist auch die Färbung, worauf ich im Gegensatz zu Flowers Angaben ausdrücklich aufmerksam mache. Im folgenden wollen wir uns mit der Färbung etwas eingehender beschäftigen. Die erste, wirklich gute farbige Abbildung von *Delphinus delphis* verdanken wir Flower (1880), der über die äußeren Merkmale von *Delphinus delphis* und *Delphinus tursio* eingehender berichtet und eine Uebersicht der bis dahin publizierten Abbildungen gibt. Wesentlich erweitert werden unsere Kenntnisse der äußeren Körperform und der Färbung von *Delphinus delphis* durch eine umfangreiche und sorgfältige Studie von P. Fischer (1881) über die Cetaceen des Südwestens von Frankreich. Im Gegensatze zu Lafont, welcher *Delphinus delphis* in mehrere Arten zersplitterte, hauptsächlich auf Grund von Färbungsverschiedenheiten, hält Fischer diese verschiedenen Fär-

bungen nur für Rassenmerkmale, und nimmt an, daß zahlreiche Rassen des gewöhnlichen Delphins existieren. An den französischen Küsten sollen fünf solcher Rassen zu unterscheiden sein, die sich aber in zwei größere Gruppen zusammenfassen lassen: Delphine mit gelben und solche mit grauen Seiten. Eine volle Sicherheit, daß hier wirklich distinkte Rassen vorliegen, ist aber bis jetzt noch nicht gegeben, denn dann müßten zum Vergleich stets nur Individuen von gleichem Alter und gleichem Geschlechte herangezogen werden; das ist aber bis jetzt noch nicht geschehen, und es kann ganz gut möglich sein, daß diese Färbungsunterschiede nicht einmal Rassenmerkmale darstellen, geschweige denn Artmerkmale. Wenn diese immerhin interessante Frage einmal gelöst werden soll, so bedarf es noch bedeutend mehr exakter Beobachtungen, als bis jetzt vorliegen.

Von diesem Gesichtspunkte aus will ich eine Schilderung der Färbung des von mir untersuchten weiblichen Delphins geben unter Verweisung auf die nach Photographien und Farbenskizzen vom frischen Tier hergestellte Abbildung Fig. 1 (Taf. 44).

Der Rücken des Tieres war nahezu schwarz gefärbt, gemischt mit bläulichen und braunen Tönen. Diese Rückenfärbung geht vorn bis nahezu zur Stirnfurche heran. Im Gegensatz zu Flower, der ganz ausdrücklich schreibt: „Perfect symmetry was shown on the colouring and markings on the two sides of the body“ betone ich, daß diese Symmetrie bei den mir vorliegenden Exemplaren nicht vorhanden war, sondern daß sich vielmehr, besonders in der Kopfgegend, in Färbung und Zeichnung ganz auffällige Abweichungen zeigten. Auf der linken Seite (s. Fig. 1, Taf. 44) zeigte sich folgendes: Die dunklere Rückenfärbung ist ziemlich scharf abgegrenzt gegen die hellgraue der Seite, die bis in die Gegend der Rückenfärbung geht und ventralwärts durch eine dunklere Schattierung scharf abgegrenzt ist. Weiter hinten finden sich zwei sich kreuzende Bogenlinien, die eine, von vorn kommende, die sich ein kurzes Stück seitlich nach hinten und ventralwärts fortsetzt und ein paar dunklere Flecken bildet; die zweite, sich damit kreuzende Bogenlinie kommt von der Seite, da, wo das gelbe Seitenfeld aufhört, und zieht im Bogen schräg nach oben und hinten; von demselben Punkte aus geht ein etwas breiterer dunkler Streifen schräg nach hinten ventralwärts.

Der hintere Teil des Körpers, welcher von diesen Linien eingefaßt wird, zeigt eine dunkelgraue Färbung, mit Ausnahme eines kleinen, fast weißen Feldes in dem Winkel am Ende des gelben

Seitenfeldes. Mehr ventralwärts ist die Färbung eine fast rein weiße, insbesondere ist die Bauchfläche selbst glänzend weiß. Die weiße Seitenfläche wird durchzogen von zwei graugelblichen Längsstreifen, von denen der untere bis zur hinteren Insertion der Brustflosse zieht, der obere dagegen, der etwas breiter ist, oberhalb der Brustflosse sich noch etwas verbreitert und unterhalb des Auges spitz verläuft. Außerdem ist der obere Streifen durch ein schräg nach hinten und ventral verlaufendes Band mit dem unteren verbunden. Von der dunkel gefärbten Brustflosse aus zieht sich nach dem Unterkiefer hin ein allmählich schmäler werdendes und in der dunklen Farbe des vorderen Unterkiefers verschwindendes Band.

Das Auge ist von einem in der Längsrichtung des Körpers orientierten ovalen Ring von dunkler Farbe umgeben. Dieser Ring zieht sich nach vorn zu in ein schmales Band aus, das etwa in der Mitte des Oberkiefers nach vorn verläuft. Unterhalb dieses Bandes zeigt der Oberkiefer besonders an den Rändern deutliche bräunliche Färbung, während oberhalb desselben eine hellgraue Farbe auftritt, die sich auch noch ein kurzes Stück auf den Stirnansatz forterstreckt. Schwanz- und Rückenflosse sind, wie auch die Brustflosse, dunkel gefärbt.

Auf der rechten Seite zeigen sich folgende Abweichungen in der Färbung (s. Fig. 4, Taf. 42). Die zwei unterhalb der Rückenflosse sich kreuzenden bogenförmigen Linien sind auch hier vorhanden, doch reicht die dunkle Rückenfärbung etwas weiter ventralwärts als links, auch fehlt das kleine helle Feld, welches sich auf der linken Seite hinter dem hellbraunen Seitenfelde vorfindet. Auf der weißen vorderen Seitenwand fehlen die dunkleren graugelben Seitenbänder, dafür finden sich aber oberhalb der Insertion der Brustflosse einige kurze und schmale parallel laufende dunkle Streifen. Auf der rechten Seite zieht sich um das Auge ein dunkler längsovaler Ring, der aber nicht, wie auf der rechten Seite, einen Ausläufer nach vorn auf die Schnauze sendet, sondern sich schräg nach oben und vorn zur Stirn erhebt, und als sehr scharf abgegrenztes fast schwarzes Band etwas oberhalb der Stirnfurche verläuft. Parallel damit zieht ein schwächeres Band vom Mundwinkel unterhalb der Stirnfurche entlang. Der Oberkiefer ist vorn dunkel gefärbt bis auf die bräunlichen Kieferränder. Zum Unterkiefer hin zieht ein breites dunkles Band, daß aber nicht, wie auf der rechten Seite, bis zur Insertion der Brustflosse geht, es löst sich in die dunkle Farbe des vorderen Unterkieferteiles allmählich auf.

So ergibt sich, daß von einer Gleichheit der Färbung und Zeichnung beider Seiten keine Rede sein kann, sondern daß im Gegenteil eine sehr erhebliche Asymmetrie von Farbe und Zeichnung zu konstatieren ist, die auf den ersten Blick ins Auge fällt.

Vergleichen wir die Färbung des vorliegenden Exemplares mit den in der Literatur vorhandenen Abbildungen, so ergibt sich die größte Aehnlichkeit mit dem von Fischer gegebenen Bilde der Varietät „*fusus*" (Bd. XXXV, Taf. 4, Fig. 1). Zwar finden sich hier auch noch Unterschiede vor, doch sind dieselben verhältnismäßig geringfügig. Auch mit der von Flower gegebenen Abbildung stimmt die Färbung des vorliegenden Exemplares im wesentlichen überein, so daß also auch Flowers Exemplar zur Varietät „*fusus*" gehören würde. Es würde daraus zu folgern sein, daß die gleiche Varietät an den britischen Küsten, an der Küste Südwestfrankreichs und in der nördlichen Adria vorkommt. Weitere Beobachtungen sind daher dringend nötig, um überhaupt festzustellen, ob beim Delphin von konstanten durch Färbung gekennzeichneten Rassen die Rede sein kann.

b) *Delphinus tursio* Fabr.

Von dieser Art lag mir ein männliches, noch nicht ausgewachsenes Exemplar vor, das, über den Rücken gemessen, 160 cm Gesamtlänge hatte. Das Tier war einem Fischer ins Netz gegangen und gelangte schon wenige Stunden nach seinem Tode in meine Hände. Zunächst will ich die Maße in gleicher Reihenfolge geben wie bei *Delphinus delphis*:

Schnauzenspitze—Stirnansatz	7	cm
Stirnansatz—Hinterrand des Spritzloches	21	„
Spritzloch—vorderer Ansatz der Rückenflosse	51	„
Basis der Rückenflosse	24	„
Höhe der Rückenflosse von der Mitte der Basis aus gemessen	17	„
Höhe über den Vorderrand der Rückenflosse	27,5	„
senkrechte Linie von der Spitze der Rückenflosse zur Mittellinie des Rückens	13	„
vom hinteren Ende des Rückenflossenansatzes zur Schwanzkerbe	57	„
Gesamtlänge über den Rücken	160	„
Seitenlänge von der Schnauzenspitze über den Brustflossenansatz zur Schwanzkerbe	148	„
Länge der Schnauzenöffnung	21,8	„
vom Mundwinkel zum Vorderrand der Augenöffnung	4,8	„

vom Hinterrand der Augenöffnung bis zur Ohröffnung	4,1	cm
Schnauzenspitze (Unterkiefer) bis Vorderrand der Genitalöffnung	94	„
Länge der Genitalöffnung	6,5	„
Genitalöffnung bis After	4,5	„
After bis Schwanzkerbe	42	„
Gesamtlänge über den Bauch	147	„
Körperhöhe in der Gegend des vorderen Ansatzes der Rückenflosse	32	„
Körperhöhe in der Gegend des Afters	17	„
Körperhöhe am Beginn des Ansatzes der Schwanzflosse	8	„
Breite des Brustflossenansatzes	9,2	„
Vorderrand der Brustflosse mit Krümmung	24	„
Hinterrand der Brustflosse direkt gemessen	15,5	„
Breite des Schwanzflossenansatzes	12	„
direkte Breite des Hinterrandes des linken Schwanzflossenflügels	16,7	„
direkte Breite des Hinterrandes des rechten Schwanzflossenflügels	16,3	„
Vorderrand des linken Schwanzflossenflügels	22	„
Vorderrand des rechten Schwanzflossenflügels	22	„

Wie bei *Delphinus delphis* so zieht sich auch bei *Delphinus tursio* eine Einsenkung von dem Spritzloch der dorsalen Mittellinie entlang nach der Rückenflosse zu, und ebenso findet sich ein von dem Spritzloch aus zum Stirnpunkte verlaufendes medianes Band. Diese rinnenförmige Vertiefung um das Spritzloch herum ist deshalb von Interesse, weil sie erklärt, woher die Wassertropfen rühren, die gelegentlich beim Ausatmen mit der Atemluft in die Höhe geschleudert werden.

Auch bei *Delphinus tursio* liegt das Spritzloch asymmetrisch auf die linke Seite hinübergerückt, wie Fig. 9 (Taf. 46) zeigt, und auch die Schwanzflosse weist eine, wenn auch nur schwache Asymmetrie auf, indem der Hinterrand des linken Schwanzflossenflügels ein wenig breiter ist als der rechte.

Recht instruktiv ist ein Vergleich der äußeren Körperform dieser beiden Mittelmeerdelphine. Schon auf den ersten Blick lassen sie sich dadurch leicht unterscheiden, daß *Delphinus delphis* eine bedeutend längere Schnauze besitzt. Während bei *Delphinus delphis* das Verhältnis der Schnauzenlänge, bis zum Stirnansatz gemessen, zur Länge vom Stirnansatz zum Spritzloch nahezu 1 : 1

ist, beträgt es bei *Delphinus tursio* etwa 1:2,2. Recht verschieden ist ferner die Gestalt der Rückenflosse, die bei *Delphinus delphis* steil aufgerichtet und an der Basis schmal ist, während sie bei *Delphinus tursio* sichelförmig nach hinten gebogen und niedriger erscheint, und mit viel breiterer Basis dem Körper aufsitzt (s. Fig. 11 a u. 12 b). Ich erwähne diesen Unterschied deshalb ganz besonders, weil er auf den beiden von FLOWER gegebenen Abbildungen nicht wahrnehmbar ist. Auf der von LÜTKEN (1887, p. 346) gegebenen Umrißzeichnung entspricht die Rückenflosse mehr meinem Befund. Geringfügiger ist der Unterschied in der Gestalt der Brustflossen. Am auffälligsten ist die etwas zugespitztere Form bei *Delphinus delphis* (s. Fig. 10 a). Dagegen weist *Delphinus delphis* sehr viel breitere Schwanzflossenflügel auf, als *Delphinus tursio* (s. Fig. 12 a und 12 b). Zwar ist in Betracht zu ziehen, daß das vorliegende Exemplar von *Delphinus delphis* ein voll ausgewachsenes Weibchen, das von *Delphinus tursio* ein nicht völlig erwachsenes Männchen ist. Aber die nahezu doppelte Breite des Schwanzes bei *Delphinus delphis* ist sicherlich nicht ausschließlich auf das verschiedene Lebensalter zurückzuführen, sondern zum guten Teil eine Artverschiedenheit.

Ueber die Färbung von *Delphinus tursio* gibt FISCHER (1881, p. 154) an, daß der ganze Körper intensiv schwarz ist, abgesehen von einem geradlinigen ventralen Streifen, der beim Männchen hellgrau, beim Weibchen glänzend weiß sein soll. Dieser Angabe widerspricht die Beschreibung und Abbildung, welche FLOWER (1880) von einem nicht völlig erwachsenen Männchen gibt, das unten rein weiß war, seitlich grau und oben glänzend grauschwarz. TRUE (1889, p. 158) nennt die Farbe des Rückens bleigrau mit etwas Purpur untermischt. Seitlich wird nach ihm die Farbe heller und geht in ein reines Weiß der Bauchseite über. Einzelne Exemplare waren gleichmäßig grau gefärbt, bei anderen war der hinter dem Anus liegende Körperabschnitt grau.

Wenn ich nun zur Beschreibung der Färbung des von mir untersuchten Exemplares übergehe, so muß ich sagen, daß ich auch die Färbung von *Delphinus tursio* etwas anders fand, als sie von FLOWER angegeben wird. An dem Männchen von 160 cm Rückenlänge, welches mir zur Untersuchung vorlag, und von welchem ebenfalls Photographien und Farbenskizzen angefertigt wurden, ließ sich feststellen, daß die dunkel schwarzgraue Farbe der Oberseite nicht scharf abgegrenzt ist gegen die hellgrauen Seitenflächen, und daß diese wiederum ganz allmählich in die reinweiße

Bauchseite übergehen, so wie es TRUE beschreibt (s. Fig. 2, Taf. 44). FLOWERS Abbildung dieses Delphins (s. Fig. 2, Taf. 1) zeigt ein ganz anderes Verhalten; hier geht die dunkle Rückenfärbung viel tiefer seitlich herab, bis an die Insertion der Brustflossen, und ferner bildet die direkte Rückenfarbe einen ziemlich scharfen Kontrast zur reinweißen Bauchseite. Ferner erscheint auch die Brustflosse viel dunkler gefärbt als bei meinem Exemplar. Da FLOWERS Exemplar zwar ebenfalls männlichen Geschlechts, aber viel größer war als das meinige, so wird man vielleicht daraus schließen können, daß die Färbung sich während des Wachstums noch ändert. Diese Annahme hat nichts Unwahrscheinliches an sich, wenn man an die erheblichen Veränderungen denkt, welche die Farbe der Weißwale von dunklem Braun zu Grau und dann Weiß erleidet.

An meinem Exemplar ließ sich ferner ein ähnlicher Zügel erkennen, wie ich ihn bei *Delphinus delphis* beschrieben habe. Auf beiden Seiten geht der Zügel von der Umgebung des Auges aus und zieht sich oberhalb der Stirnfurche an der Stirn entlang; auf der rechten Seite findet sich aber oberhalb dieses Zügels noch eine zweite feinere dunkle Linie, die der linken Seite fehlt, so daß also auch hier eine Asymmetrie der Zeichnung zu beobachten ist. Rückenflosse und Schwanzflosse waren sehr dunkel gefärbt, die Bauchflossen dagegen waren bedeutend heller, wenn auch dunkler als ihre Umgebung.

Ich habe obiges Exemplar zu *D. tursio* gestellt, obwohl mir wohlbekannt ist, daß LÜTKEN (1887) diesen Adriadelphin nach REINHARDTS handschriftlichen Notizen als neue Art *D. parvimanus* bezeichnet. In Erörterungen über Systematik will ich in dieser Arbeit nicht eintreten.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1861 SUNDEVALL, C., Om några Hvalarter. Öfvers. af K. Vet. Akad. Förh., No. 9.

1880 FLOWER, W., On the external characters of two species of British Dolphins (Delphinus delphis L. and Delphinus tursio Fabr.). Transact. Zool. Soc., Vol. XI, Part. I.

1881 Fischer, P., Cétaéés du Sud-Ouest de la France. Actes de la société linnéenne de Bordeaux Vol. XXXV.

1887 Lütken, Chr. Fr., Kritiske Studier over nogle Tandhvaler af Slaegterne Tursiops, Oria og Lagenorhynchus. Vidensk. Selsk. Skr. 6te Raekke, naturvid. og math. Afd. 4 de Bd. VI.

1889 True, Fr. W., A review of the family Delphinidae. Bull. Unit. St. Nat. Mus., No. 36.

Tafelerklärung.

Tafel 44.

Fig. 1. *Delphinus delphis,* erwachsenes Weibchen.
Fig. 2. *Delphinus tursio,* junges Männchen.

Tafel 45.

Fig. 3. *Delphinus delphis* ♀.
Fig. 4. Vorderer Körperteil von *D. delphis.*
Fig. 5. *Delphinus tursio* ♂.
Fig. 6. Vorderer Körperteil von *D. tursio.*
Fig. 7. *Delphinus tursio* von der Bauchseite.

Tafel 46.

Fig. 8. Kopf von *D. delphis* von oben.
Fig. 9. Kopf von *D. tursio* von oben.
Fig. 10a. Rückenflosse von *D. delphis.*
Fig. 10b. Rückenflosse von *D. tursio.*
Fig. 11a. Brustflosse von *D. delphis.*
Fig. 11b. Brustflosse von *D. tursio.*
Fig. 12a. Schwanzflosse von *D. delphis.*
Fig. 12b. Schwanzflosse von *D. tursio.*

III. Kapitel.

Zur Kenntnis des Urogenitalapparates der Zahnwale.

a) Der Geschlechtsapparat eines weiblichen Delphins.

Das erwachsene weibliche Exemplar von *Delphinus delphis*, welches ich in Rovigno zu untersuchen Gelegenheit hatte, bot in dem unteren Abschnitt seines Geschlechtsapparates ein höchst merk-

würdiges Verhalten. Es fanden sich nämlich in der Vagina eine Anzahl weißer Steine vor von verschiedenen Dimensionen, einige flach scheibenförmig, andere mit zackigen aber abgerundeten Fortsätzen versehen. Der größte wog 0,65 g. Ein Teil dieser Steine fiel schon bei der Präparation des Urogenitalsystems aus der Vagina heraus. Die genauere Untersuchung ergab, daß die Steine in den Schleimhautfalten der Vagina eingelagert waren, deren Form sie sich genau anschmiegten, so daß sie an diesem Orte gebildet sein müssen. Sehr auffällig war mir, daß die in einem konischen Kegel gelegene, von mir als „Muttermund" bezeichnete Oeffnung von einem solchen Steine völlig verschlossen war (s. Fig. 4). Im Mutterhals selbst und im vorderen und hinteren Teil des Scheidengewölbes lagen mehrere solche Bildungen; dagegen waren in dem von mir als Uterus bezeichneten Teile keine solchen festen Steine vorhanden, sondern nur etwas eingedickter Schleim, sowie halbharte bröckliche Konkremente, die in die Schleimhautfalten eingelagert waren. Es scheint also die Bildung dieser Steine aus dem Uterinschleim erfolgt zu sein, bei dessen Austritt und Mischung mit dem Vaginalschleim.

Herr Privatdozent Dr. Schmid von der hiesigen medizinischen Poliklinik hatte es freundlichst übernommen, eine chemische Untersuchung dieser Gebilde anzustellen und teilt mir mit, daß diese Steine bestehen aus: phosphorsaurer und kohlensaurer Magnesia, außerdem ist noch Kalk in Spuren vorhanden und ebenso etwas organische Substanz. Beim Auflösen der Steine durch Salzsäure bleibt ein kleiner häutiger Rest, der unter dem Mikroskop als kernlose Fasern erscheint. Nicht konstatiert wurden Harnsäure und Oxalsäure. Schon daraus ergibt sich, daß die Steine nicht aus dem Nierensystem stammen können. Auch der anatomische Befund spricht dagegen, denn die Urethra mündet sehr tief in den Genitalkanal, und die genaue Untersuchung von Harnblase, Ureteren und Nieren ergab die völlige Abwesenheit dieser Konkremente. Da sich auch in dem eigentlichen Uterus und in den Eileitern keinerlei dergleichen Konkremente fanden, muß es erst in der Vagina zur Ausfällung von phosphorsaurer und kohlensaurer Magnesia gekommen sein.

Von großer Wichtigkeit erscheint mit die Konstatierung der Tatsache, daß das Tier zweifellos eine Zeitlang vorher ein Junges geworfen hatte, wie die kräftige Sezernierung von Milch ergab. Für die Frage, ob die Bildung dieser Steine, die ja schließlich einen Verschluß des Uterus herbeiführten, ein normales oder ein

pathologisches Verhalten ist, ist obige Tatsache von großer Bedeutung. Es ist nämlich meines Erachtens nach durchaus möglich, daß hier ein normales Verhalten vorliegt, welches mit den Rückbildungsprozessen im Uterus zusammenhängt. Jedenfalls können diese Konkremente erst nach dem Partus und erst nach dem Schluß des Muttermundes gebildet worden sein. Vielleicht liegt hier ein temporärer Verschluß des Genitaltractus post partum vor; dann wäre zu erwarten, daß die Konkremente vor der

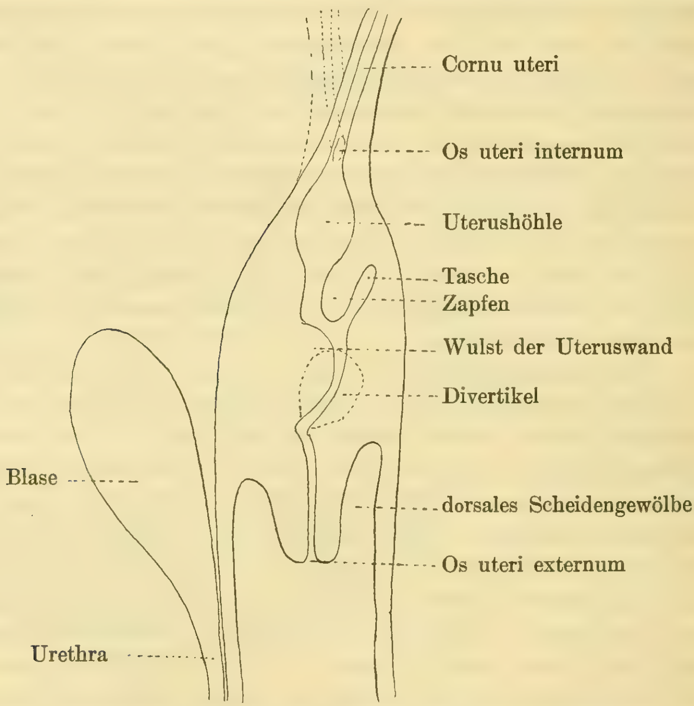


Fig. a. Schema des mittleren Genitalteiles von *Delphinus delphis.*

nächsten Konzeption ausgestoßen werden, da sie diese sonst völlig zu verhindern imstande wären. Diese Fragen können aber erst gelöst werden, wenn noch weitere Untersuchungen in dieser Richtung vorliegen.

Wir wenden uns nunmehr zu der anatomischen Untersuchung dieses Genitaltractus. Die äußere Oeffnung als nichts Besonderes bietend beiseite lassend, beginnen wir mit der Vagina, die in ihrem unteren Drittel eine glatte Wandung aufweist. Dann folgen Längsfalten, von denen eine sehr ansehnliche in der ventralen

Medianen liegt. Die dorsal verlaufenden Längsfalten sind zahlreich aber klein und ziehen einander parallel bis auf die mehr seitlich gelegenen, welche ventralwärts transversal umbiegen und zu beiden Seiten der großen ventralen Längsfalten enden. Im oberen Drittel der Vagina, in der Umgebung des äußeren Muttermundes, verflachen die Falten ganz auffällig (s. Fig. 13, Taf. 47).

Die Frage, was ist Vagina und was ist Uterus, ist an vorliegenden Präparaten kaum zu entscheiden. Man könnte zwei Vaginalabschnitte annehmen, wie es DAUDT (Jen. Zeitschr., Bd. XXXII) für die Bartenwale tut. Dann wäre das von mir als „Muttermund“ bezeichnete Gebilde nur die Grenze zwischen beiden Vaginalabschnitten und wäre in diesem Falle mit einem anderen Namen, vielleicht als „Scheidenzapfen“, zu bezeichnen. Für den Fall, daß die Urethra ventral und in gleicher Höhe mit dem Scheidenzapfen ausmündete, würde sich eine merkwürdige Uebereinstimmung mit den Ursiden ergeben, worauf mich Herr Kollege GERHARDT freundlichst aufmerksam machte. In diesem Falle würde der distale Abschnitt der Vagina dem Sinus urogenitalis entsprechen. Nun mündet aber bei unserm Delphin die Urethra tief unten. Man könnte also für diesen Abschnitt der Scheide ganz gut den Ausdruck „Canalis genitalis“ brauchen, den WEBER in seinem Handbuch der Säugetiere anwendet (s. p. 249, Fig. 208, III). Nun ist aber der Abschnitt von dem „Scheidenzapfen“ an bis zur Gabelung in die Uterushörner ein äußerlich ganz einheitliches Gebilde, und man kann, von physiologischem Gesichtspunkte ausgehend, mit eben demselben Rechte die Partien oberhalb des „Scheidenzapfens“ zum Uterus rechnen und seine Oeffnung als „Muttermund“ bezeichnen. Welche der beiden Auffassungen die richtige ist, kann ich mit Sicherheit nicht entscheiden, da mir ein scharfes Kriterium für die Abgrenzung von Vagina und Uterus fehlt. Ich habe schließlich die zweite hier vorgetragene Auffassung gewählt.

Der Muttermund ragt als dorsal und ventral abgeplatteter Zapfen in die Scheide hinein, so daß ein dorsales und ein ventrales Scheidengewölbe gebildet wird. Ersteres ist geräumiger und ragt weiter nach vorn als das ventrale. Der Muttermund selbst ist ein querer über 1 cm breiter Spalt, dessen dorsale Lippe bedeutend länger ist als die ventrale. Nach Durchschneidung der dorsalen Lippe sieht man an der Innenwand feine Längsfalten verlaufen, die lateral am stärksten sind. Das Gewebe der Lippe erscheint stark vaskularisiert. Der Binnenraum gibt zwei laterale,

taschenartige, erst weiter, dann enger werdende Divertikel ab (s. Fig. 13, Taf. 47), deren Schleimhaut stark längsgefaltet ist. Diese beiden Taschen werden getrennt durch einen breit vorspringenden rundlichen Wulst von ca. 1 cm Breite, 1,5 cm Länge, dessen Oberfläche glatt, dagegen am proximalen Teile mit feinen, aber tiefen Längsfalten versehen ist. Vom oberen Teil dieses Wulstes gehen zwei quere Arme ab, die dorsalwärts abgebogen sind. Oberhalb dieses Wulstes tritt eine Erweiterung des Binnenraumes ein. Von der dorsalen Wand ragt ein ansehnlicher, längsgestellter, ca. 2 cm langer Zapfen herab, vom Binnenraum eine dorsale Tasche abtrennend. Der Binnenraum selbst setzt sich in eine erweiterte Höhle fort, die von dünnen Wänden umgeben und mit starken Längsfalten versehen ist; die ganz ebenso aussehenden beiden Uterushörner schließen sich daran an. Es ist also kein Zweifel, daß diese Höhle dem Uterus zuzurechnen ist.

b) Der Bau des männlichen Begattungsorganes bei Zahnwalen.

Die Arbeiten über das männliche Begattungsorgan von Zahnwalen sind recht spärliche und beschränken sich meist auf Angaben an einer Art, ohne die gefundenen Tatsachen mit den an anderen Arten gewonnenen in Zusammenhang zu bringen. Auch Weber (1886) hat sich damit begnügt, den männlichen Geschlechtsapparat von *Phocaena communis* zu beschreiben, und den Bau von dessen Penis für maßgebend zu betrachten für die Zahnwale ganz allgemein. Daudt (1898) hat zwar mehrere Arten in den Kreis seiner Untersuchungen einbezogen, dem Bau des Penis aber keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Eine etwas eingehendere Beschreibung des Penis von *Cogia breviceps* verdanken wir Benham (1901). Eine zusammenfassende Uebersicht steht aber noch aus und so wird es erklärlich, daß erneute Untersuchungen, welche ich an dem Penis von *Platanista gangetica*, einem japanischen Delphin, *Delphinus tursio*, *Sotalia guianensis*, *Beluga leucas* und *Phocaena communis* vornahm, mich zu ganz anderer Auffassung führte, als sie bis jetzt in Geltung ist. Das Material, welches mir zur Verfügung stand, war freilich noch recht spärlich, und besonders war auch der Umstand störend, daß ich nur von *D. tursio* und *Ph. communis* die Penes erwachsener Tiere vor mir hatte, während ich von den anderen Arten nur fetale Stadien untersuchen konnte, immerhin kann ich doch jetzt

schon einige gesicherte Resultate vorführen und bemerke nur noch, daß ich mich auf die Schilderung des Baues des Penis selbst beschränken werde.

a) *Platanista gangetica* Leb.

Der Penis der erwachsenen *Platanista gangetica* ist bereits ausführlich von Anderson (1878, p. 472) beschrieben worden. Diese Beschreibung ist aber recht schwierig zu verstehen, da ihr Abbildungen nicht beigegeben sind, und so ist es wohl zu erklären, daß der höchst merkwürdige Bau des männlichen Geschlechtsorganes des Gangesdelphines vollkommen unbekannt geblieben, jedenfalls nirgends berücksichtigt worden ist. Da mir der schon im ersten Kapitel erwähnte männliche Fetus vom Gangesdelphin von 89 cm Rückenlänge aus dem Stuttgarter Museum zur Verfügung stand, bin ich in der Lage, diese Lücke auszufüllen und eine erneute Beschreibung nebst Abbildungen zu geben, wobei ich von vornherein erkläre, daß sich meine Befunde mit denen Andersons im wesentlichen decken.

Ueber die Lage des Penis ist folgendes zu berichten. Der Penis liegt von dem Hinterrande des Nabelstranges 2 mm entfernt und der Präputialkegel erhebt sich nahezu senkrecht, nur wenig nach vorn geneigt, 2 cm hoch (s. Fig. 15, Taf. 47). Auf der Bauchhaut werden Nabelschnur und Präputium von einer längsovalen erhabenen Partie getragen. Der Präputialkegel hat an der Basis, in sagittaler Richtung gemessen, 1,8 cm Durchmesser, am freien Ende 1,3 cm, am äußeren Rande gemessen. In transversaler Richtung ist er kaum schmäler. Aus der Oeffnung des Präputialkegels, die innen 1 cm Durchmesser hat, erhebt sich ein fadenförmig sich zuspitzender, gebogener Anhang von 3,2 cm Länge, der an der Basis eine Dicke von 5 mm, an der Spitze von weniger als 1 mm hat, und bis auf die äußerste Spitze, welche glatt ist, mit quergerunzelter Haut bedeckt ist. Am freien Ende findet sich das Orificium urethrae. Schon am uneröffneten Präputialkegel läßt sich eine anscheinende Hautfalte erkennen, die kaudalwärts liegt und halbkreisförmig den freien Penisteil umfaßt. Man sieht aber schon hier, daß in der Mitte der Falte eine mediane Furche vorhanden ist (Fig. 15, Taf. 47). Biegt man den Präputialsack nach Möglichkeit auseinander, so erkennt man, daß es sich hier nicht, wie es den Anschein hatte, um eine Bauchfalte, sondern um zwei voneinander getrennte, lappenförmige Organe handelt. Die Eröffnung des Präputialsackes durch einen in der Medianlinie

der kaudalen Wand geführten Schnitt zeigt, daß diese beiden Lappen an den proximalen Teil des freien Penis angewachsen sind (Fig. 15, Taf. 47). Demnach zerfällt eigentlich der Penis in 3 Endabschnitte, einen dorsalen, langgestreckten, die Harnröhre beherbergenden Teil und zwei ventrale, symmetrisch angeordnete Lappen von 1,3 cm Länge und 8 mm größter Breite. Diese Lappen sind nach der dorsalen Seite zu konkav und umfassen gemeinsam etwa die Hälfte des Harnröhrenteiles des Penis, median berühren sie sich mit abgeplatteten Flächen und ventral und lateral sind sie konvex gekrümmt. Die konvexe Oberfläche mit Ausnahme des freien Randes ist bedeckt mit zahlreichen dichtgestellten reinen Papillen, die nach dem Ende des freien Penis hin gerichtet sind. An der Innenfläche der Lappen ist die Oberfläche glatter. Man geht wohl nicht fehl, diese Papillen als die die Wollustkörperchen enthaltenden Sinnespapillen anzusprechen.

Die mikroskopische Untersuchung an einer Querschnittserie durch einen Teil eines solchen Lappens bestätigte diese Vermutung. Auf Fig. 19 (Taf. 48) ist ein solcher Querschnitt abgebildet. Man sieht an ihm die breiten, weit in die Epidermis vordringenden Cutispapillen, und die Einsenkungen, welche sich an der Oberfläche der Epidermis befinden. Der Erhaltungszustand des Objektes war kein solcher, daß man besondere Nervenfärbungsmethoden hätte anwenden können, immerhin konnte man in den Cutispapillen Bildungen wahrnehmen, die nur als Wollustkörperchen zu deuten sind.

Der dorsale lange Penisabschnitt setzt sich proximalwärts innerhalb der Präputialhöhle zwischen den beiden seitlichen Lappen 1,2 cm lang fort und ist dorsal mit glatter Haut bekleidet. Wo die beiden Lappen von ihm entspringen, zieht sich jederseits eine deutliche, knieförmig umgebogene Hautfalte, die einen schmalen Wulst begrenzt, welcher sich von der Konvexität des Lappens auf die Dorsalfläche des mittleren Penisabschnittes zieht und distalwärts verstreicht (Fig. 17 u. 18, Taf. 48). Zwischen den Wurzeln der beiden Lappen zieht auf der ventralen Seite eine deutliche kielförmige Hervorragung der Haut in einer Länge von 6 mm, einem Frenulum vergleichbar, am distalen Ende verstreichend.

Proximalwärts von der Ansatzstelle der beiden Lappen bildet der Penis einen walzenförmigen Körper von 6,5 mm Durchmesser und, bis zur Umschlagsstelle des Präputiums gemessen, 1,6 cm Länge. Die Hautoberfläche ist in dieser Region glatt. Der frenulumähnliche Kiel setzt sich auf der ventralen Seite bis fast

zur Umschlagsstelle fort. Zwei Paar Hautfalten ziehen lateral auf der Dorsalfläche dieses Penisabschnittes parallel miteinander entlang.

Eine Serie von Querschnitten durch das Organ ergibt folgendes. An der Wurzel, unmittelbar an der Umschlagsstelle, zeigt der Penis auf dem Querschnitt ein nierenförmiges, ungeteiltes, also ein Septum entbehrendes Corpus fibrosum, das auf der ventralen eingebuchteten Seite das kleine, auf dem Querschnitt kreisförmige Corpus spongiosum umfaßt (s. Textfig. b III). Auffällig ist die sehr dicke Haut, welche den gesamten Penis umzieht. Etwas weiter distalwärts beginnt in dem viel breiter werdenden Corpus fibrosum allem Anschein nach ein Septum aufzutreten. Auf weiteren Schnitten zeigt es sich, daß es sich um eine Gabelung

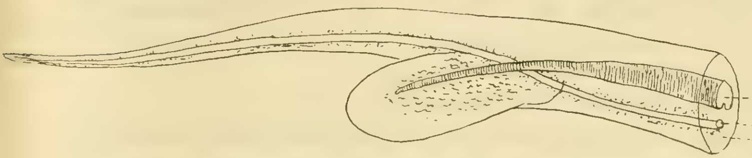


Fig. b I. Schematische Darstellung des Penis eines Fetus von *Platanista.*

des fibrösen Körpers handelt, wobei das Corpus spongiosum, welches zuerst ventral lag, allmählich von den beiden Aesten des Corpus fibrosum in die Mitte genommen und dann ventralwärts von ihnen umfaßt wird, so daß es dorsal zu liegen kommt. Dieses von Anderson nicht hervorgehobene Verhalten finden wir proximal

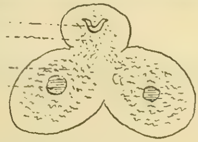


Fig. b II.

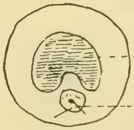


Fig. b III.

Fig. b II und b III. Zwei Querschnitte durch den Penis einer Fetus von *Platanista.*

vom Abgange der beiden seitlichen Lappen. Auf dem Querschnitt durch einen solchen Lappen zeigt es sich, daß der betreffende Ast des fibrösen Körpers unter starker Verjüngung in ihn hineintritt (Textfig. b II). Das umgebende Gewebe des Lappens erweist sich als stark entwickelte spongiöse Substanz, die mit der Haut in direktem Zusammenhange steht. Der unpaare mittlere Abschnitt des Penis zeigt auf einem Querschnitt unmittelbar nach der Abgabe der beiden Seitenlappen das stark erweiterte „V“-förmige Lumen der Harnröhre, umgeben von spongiöser Substanz.

Kurz zusammengefaßt handelt es sich also um einen im Schaft unpaaren fibrösen Körper, der sich in die beiden Lappen hinein gabelt, dann einen spongiösen Körper, der, in der Basis des Schaftes ventral gelegen, den Schaft schräg nach der dorsalen Seite zu durchsetzt, die er an der Wurzel der beiden Lappen erreicht. Die Harnröhre ist in ihrem ganzen Verlaufe in ihn eingebettet. Außerdem finden sich in den beiden Lappen, die Gabeläste des Corpus fibrosum umfassend, zwei spongiöse Körper, die mit dem Corpus spongiosum der Harnröhre zusammenhängen. Beifolgende Fig. b I soll die Lage der einzelnen Teile veranschaulichen.

So stellt sich also der Penis von *Platanista* als ein höchst eigenartig aufgebautes Organ dar, das anscheinend nach einem völlig anderen Bauplan konstruiert ist, als die männlichen Geschlechtsorgane anderer Zahnwale.

b) Japanischer Delphin.

Aus der Sammlung des Münchener Museums stehen mir 4 Feten eines Delphins zur Verfügung, die von Japan stammen. Alle 4 Feten gehören zweifellos der gleichen Art an, da aber über diese Art keinerlei Mitteilung gemacht wird, ist es mir vorläufig noch nicht möglich, allein auf Grund der äußeren Körpermerkmale der Feten eine Bestimmung mit Sicherheit durchzuführen. Erst wenn die Untersuchung weiter fortgeschritten ist und sich auch auf Handskelett und andere Körperteile erstreckt hat, wird es mir möglich sein, die Delphinart Sicherheit zu bestimmen, welcher die 4 Feten angehören.

Von den 4 Feten sind 2 männlichen Geschlechts. Der mir vorliegende kleinere Fetus männlichen Geschlechts von 38 cm Rückenlänge weist einen ungefähr in der Mitte zwischen After und Nabel ausmündenden Penis auf, der sehr eigentümlich geformt ist. Aus dem 8 mm hohen, kopfwärts gerichteten Präputialkegel erhebt sich aus einer Rinne das freie Geschlechtsglied von 6 mm Länge, das etwa zungenförmig gestaltet ist (s. Fig. 20, Taf. 48). Seine Breite beträgt ca. 4,5 mm, seine Dicke in dorsoventraler Richtung dagegen kaum 2 mm. Dieses fast blattförmige Gebilde ist etwas nach der Bauchwand zu gekrümmt. Auf seiner von außen sichtbaren, also der ventralen Oberfläche, erscheinen zwei parallele Längsfurchen, welche den freien Penisteil in drei Abschnitte, einen medianen und zwei seitliche sondern (s. Fig. 20, Taf. 48). Die beiden seitlichen Teile sind in ihrem proximalen Abschnitt ventralwärts etwas vorgewölbt. Auf der dorsalen Seite des freien

Penisteiles findet sich eine mittlere breite Furche, die etwas unterhalb der Spitze aufhört, sie kommt dadurch zustande, daß die beiden seitlichen Abschnitte auf der dorsalen Seite fast zusammenstoßen und den mittleren Abschnitt distalwärts zu immer mehr ventralwärts herausdrängen. Nach Oeffnung der Präputialtasche, die noch recht seicht ist, sieht man ein Frenulum auf der ventralen Seite; seitlich und dorsal geht die Präputialtasche etwas tiefer.

Ganz die gleichen Verhältnisse wies ein etwas größerer männlicher Embryo der gleichen Art auf. Der freie Penisteil ist 8 mm lang und 5 mm breit, während der dorsoventrale Durchmesser nur 2 mm beträgt. Auch hier ist die Dreiteilung in ganz derselben Weise ausgeprägt (s. Fig. 22, Taf. 48), ebenso die dorsale mediane Furche, und auch hier hebt sich an dem distalen Ende der mediane Abschnitt ventral etwas hervor.

Durch den freien Penisteil des größeren Embryo wurden an vier Stellen Querschnitte gelegt (s. Textfig. c). Ein fünfter Querschnitt erfolgte etwa durch die Mitte des Präputiums. Auf letzterem war das Corpus fibrosum ein einheitlicher Körper, der das im Querschnitt kreisrunde, ventral liegende C. spongiosum von der dorsalen Seite her umfaßt. Einige Trabekel sind im C. fibrosum in der Medianlinie besonders stark entwickelt, ohne daß man indessen von einem besonderen Septum sprechen könnte. Auf dem nächsten Schnitt, der auch noch das Präputium trifft, distal von der Umschlagsstelle, ist das Bild im wesentlichen unverändert, nur tritt ein schwaches Septum auf. Der dritte Schnitt, durch den Anfang des freien Penisteiles gelegt, zeigt eine Spaltung des C. fibrosum in zwei parallele Stränge, von denen der rechte etwas dicker ist als der linke. Diese Stränge verlaufen in den beiden schon äußerlich sichtbaren seitlichen Anschwellungen, die ich oben schon beschrieben habe und liegen dorsal vom C. spongiosum samt Harnröhre. Auf dem vierten und fünften Schnitte gehen die beiden C. fibrosa noch weiter auseinander, das C. spongiosum bleibt ventral von ihnen liegen, biegt sich aber an der Spitze dorsalwärts auf.

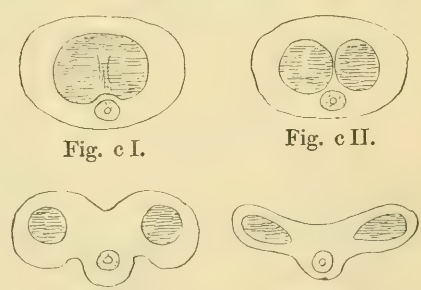


Fig. c I. Fig. c II. Fig. c III. Fig. c IV.

Fig. c I—IV. Querschnitte durch den Penis eines japanischen Delphinfetus.

Wenn wir auch hier nur embryonale Zustände vor uns haben, so läßt sich doch immerhin schließen, daß dieser japanische Delphin im Bau seines Penis an *Platanista* erinnert, schon durch die Dreiteilung in zwei seitliche und einen medianen Abschnitt, die freilich bei dem japanischen Wal äußerlich vereinigt sind, während bei *Platanista* eine völlige Trennung durchgeführt ist.

c) *Delphinus tursio* Fabr.

In seinem Bau schließt sich am nächsten an der Penis von *Delphinus tursio*, von dem mir ein einem jungen Männchen von 160 cm Rückenlänge entnommenes Präparat vorlag. Eine Schilderung der männlichen Geschlechtsorgane dieses Delphins hat bereits P. J. van Beneden (1868) gegeben, die aber von Irrtümern nicht frei ist, wie schon Weber (1886, p. 162) nachweist. In folgendem werde ich mich auf die Schilderung der Verhältnisse an dem mir zur Verfügung stehenden Objekte beschränken.

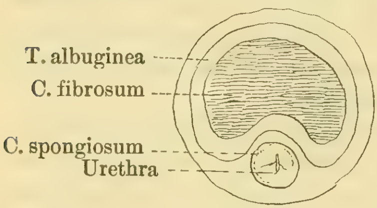


Fig. d I.

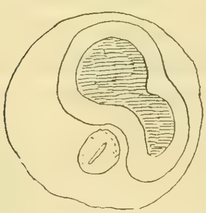


Fig. d II.

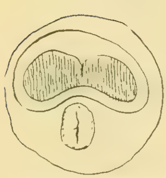


Fig. d III.

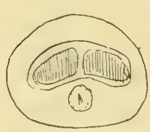


Fig. d IV.

Fig. d I—IV. Querschnitte durch den Penis von *D. tursio*.

Der Penis hat nur einen relativ kurzen freien Teil, der 2,6 cm lang ist und zum großen Teil in der Präputialtasche verborgen liegt. Seine Form ist etwa spitzkonisch. Auf Querschnitten sieht man folgendes (s. Textfig. d). Etwa 1,5 cm proximal von der Umschlagsstelle sieht man ein großes ungeteiltes Corpus fibrosum, welches ventral eingebuchtet ist, und hier das im Querschnitt kreisrunde, die Harnröhre umgebende C. spongiosum umfaßt (Fig. d I). Etwas weiter noch, etwa 5 mm, sehen wir das Corpus fibrosum in etwas veränderter Lage, indem es etwas nach links gedreht ist. Diese Drehung erfolgt allmählich bis fast zu einem rechten Winkel. Hier gewinnt das C. fibrosum eine bemerkbare Breitenausdehnung und erscheint an seinem dorsalen Rande etwas

eingekerbt (Textfig. d II). Weiter nach vorn, im freien Teil des Penis, nimmt diese Verbreiterung noch etwas zu, unter gleichzeitiger Beibehaltung der dorsalen Kerbe (Textfig. d III). 2,5 cm vor dem freien Ende des Penis läßt sich ein deutliches medianes Septum im Corpus fibrosum erkennen (Textfig. d IV).

Es läßt sich also an dem Penis von *D. tursio* konstatieren, daß das Corpus fibrosum im vorderen Teil des Penis wenigstens Spuren einer Zweiteilung zeigt, die allerdings an der Spitze wieder aufgehoben wird.

Irgendwelche Andeutung der beiden Lappen, wie wir sie bei *Platanista* kennen gelernt haben, ist nicht vorhanden. Ebenso ist keinerlei Andeutung einer Eichel an der Spitze des Penis zu finden.

Will man Vergleichspunkte zwischen dem Penis von *D. tursio* und *Platanista* finden, so kann als solcher allenfalls die angedeutete Zweiteilung des Corpus fibrosum bei *D. tursio* gelten, die bei *Platanista* zu einer völligen Gabelung durchgeführt ist. Freilich muß man bedenken, daß es sich bei *D. tursio* um einen Zustand an einer Stelle des Penis handelt, der bei den Säugetieren mit Septum corporis fibrosi im Verlauf des gesamten Penisteiles auftritt.

Die Vermutung ist daher nicht unberechtigt, daß die Zahnwale von derartigen Säugetieren abstammen.

d) *Sotalia guianensis* (v. Bened.).

Ein als *Steno guianensis* bezeichneter Embryo von 56 cm Rückenlänge aus dem Stuttgarter Museum wird von mir zu *Sotalia* gestellt. Da er männlichen Geschlechts war, konnte ich den Bau seines Penis genauer untersuchen. Auffällig war mir die große Länge des gesamten Geschlechtsorganes. Bereits der Präputialkegel mißt 3,8 cm an der Ventralseite. Das unten ansehnlich breite walzenförmige Gebilde verjüngt sich nach oben zu ziemlich rasch. Während sein Durchmesser proximal 2,4 cm beträgt, mißt er an seinem distalen Ende nur noch 0,55 cm. Die Verjüngung erfolgt unter Bildung mehrerer tiefer Ringfalten. Aus der seichten Präputialtasche entspringt der freie Penisteil in einer Länge von 3,2 cm, und wird nach der Spitze zu sehr dünn.

Insgesamt erreicht also die Länge des äußeren Geschlechtsorganes 7 cm. Die Einbeziehung des Penis ins Innere, welche

sich bei den Feten anderer Zahnwale schon auf viel früheren Stadien vollzieht, tritt also in diesem Falle sehr viel später auf.

Der innere Bau, den ich auf Querschnitten studierte, ist sehr einfach. Proximal umfaßt ein kräftiges, im Querschnitt kreisrundes Corpus fibrosum in einer tiefen ventralen Einbuchtung ein kleines, ebenfalls im Querschnitt kreisrundes Corpus spongiosum, in dessen Innerem die Harnröhre verläuft. Unter starker Verjüngung setzen sich die beiden Schwellkörper samt Harnröhre in ungefähr der gleichen Anordnung bis zur Spitze fort. Irgendwelche Vergleichspunkte mit dem Penis von *Platanista* sind nicht gegeben.

e) *Beluga leucas* Pall.

Noch kürzer kann ich mich fassen über den Bau des Penis von *Beluga leucas*. Es standen mir nämlich vom Weißwal nur Feten von 20—30 cm Länge zur Verfügung, und von einem derselben, ca. 20 cm lang, habe ich durch den Penis eine Querschnitserie gelegt. Bereits Daudt (1898, p. 256) berichtet kurz über einige an meinem Materiale angestellte Untersuchungen und beschreibt die äußere Form des embryonalen Weißwalpenis, von dem ich bereits früher (1893, Taf. 16, Fig. 33) eine Abbildung gegeben habe, auf welche ich hiermit verweise. Vom inneren Bau gibt Daudt nur an, daß das Corpus cavernosum penis bis fast zur äußersten Spitze der Rute geht.

An der mir vorliegenden Querschnittsserie ergibt sich, daß die Verhältnisse ebenso liegen wie bei dem Fetus von *Sotalia guianensis*. Das Corpus fibrosum ist proximalwärts etwa nierenförmig gestaltet und umfaßt vollkommen das kreisrunde Corpus spongiosum samt darin verlaufender Harnröhre. Nach der Spitze zu verändert sich etwas der Querschnitt des Corpus fibrosum, und das Corpus spongiosum wird nicht mehr von ihm umfaßt, das Corpus fibrosum läßt sich bis zur Spitze hin verfolgen.

f) *Phocaena communis* L.

Obwohl der Penis von *Phocaena communis* schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen ist, früher von Carus und Otto (1804), sowie von Owen (1868) zuletzt von Weber (1886) und von Daudt (1898), ist doch ein erneutes Studium dieses Organes, wie sich gleich zeigen wird, durchaus notwendig, da sich vieles ganz anders erweist, als aus den Literaturangaben entnommen werden kann.

Der erste Penis entstammt einem völlig erwachsenen Tiere. Aeußerlich war von dem Penis nichts wahrzunehmen, da er vollkommen im Präputialsack verborgen lag. Die trichterförmige Mündung des Präputialsackes ist in sehr kräftige, radiär gestellte Falten gelegt, die sich auf der dorsalen Seite noch ein Stück weit als Längsfalten fortsetzen. Im übrigen ist die Innenwand des Präputiums vollkommen glatt. Die Tiefe des Präputialsackes beträgt 13 cm. Der freie Penisteil ist in der normalen Lage 8,7 cm lang (s. Fig. 23, Taf. 46). Das Frenulum ist schwach entwickelt. Der proximale Abschnitt des Penis ist ein walzenförmiger Körper von 2,8 cm Durchmesser und 6,8 cm Höhe. Dieser Körper schwillt links und dorsal zu einem Wulst an, der sehr prall von der Schleimhaut überzogen ist. Die Farbe der gesamten Schleimhaut ist dunkelblaugrün marmoriert mit hellen Flecken. Der Wulst bildet den Ausgangspunkt für den oberen Teil des Penis, der sich plötzlich stark verjüngt und in einer rechts gewundenen Spirale aufwärts steigt (Fig. 23 und 24, Taf. 49). Diese Spirale macht $1^1/_2$ Umdrehungen. Die Haut auf ihr ist außen glatt, innen in tiefe Querfalten gelegt.

Ein zweites Präparat von einem etwas jüngeren Tiere zeigt ein ähnliches Verhalten des Penis, nur war der unpaare Wulst nicht so dick, und das verjüngte Endstück war geradlinig, so daß die spiralige Drehung sich auf die Region des Wulstes beschränkte (Fig. 25, Taf. 49). Auch war der Penis schlanker und der Unterschied zwischen proximalem und distalem Abschnitt weniger groß.

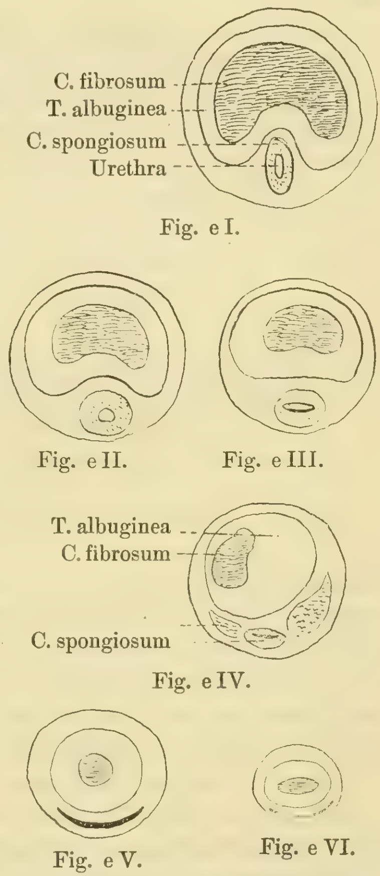


Fig. e I—VI. Querschnitte durch den Penis von *Phocaena communis*.

Das wird bestätigt durch den Befund an einem Fetus von 38,5 cm Rückenlänge. Der Präputialkegel ist auf der ventralen

Seite 3 cm lang, der freie aus dem Präputium vorragende Penisteil 2,5 cm lang, wovon auf den bereits deutlich ausgeprägten terminalen Anhang 1 cm kommt. Der Wulst ist hier schon vorhanden und liegt etwas dorsal und rechts. Die Dicke des Penis beträgt an dieser Stelle 0,8 cm, während der Anhang 0,3 cm Durchmesser hat. Eine spiralige Drehung des Penis ist noch nicht vorhanden.

Es scheint die spiralige Drehung des gesamten Endabschnittes beim erwachsenen Tiere darauf zurückgeführt werden zu können, daß mit zunehmendem Wachstum des Penisschaftes in der engen Präputialhöhle sich der Endabschnitt, welcher nicht in gleicher Weise am Wachstum teilnimmt und die Präputialhöhle zunächst nicht verlassen kann, aufrollt.

Einige Querschnitte durch das Organ ergeben folgende innere Struktur. Der proximalste Querschnitt, der etwa 1,5 cm von der

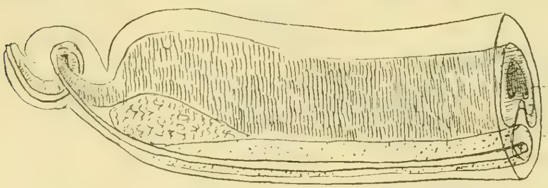


Fig. f. Schematische Darstellung des Penis von *Phocaena communis.*

Umschlagstelle geführt wurde, zeigte ein kräftiges C. fibrosum von querovalem Umriß, das an der ventralen Seite tief eingebuchtet ist, um das Corpus spongiosum aufzunehmen. Das schon durch seine dunkelrote Färbung scharf vom hellen C. fibrosum abgesetzte C. spongiosum ist von längsovalem Umriß und umfaßt die als Längsspalte verlaufende Urethra (Fig. e I).

Das C. fibrosum wird von einer dicken weißen Scheide umgeben. 2 cm weiter distalwärts sieht man das C. fibrosum an Dicke etwas abnehmen, während die umgebende Scheide zunimmt. Die Harnröhre ist kein rein sagittaler Spalt mehr, sondern wird mehr kreisrund (Textfig. e II). Das umgebende C. spongiosum enthält sehr weite Gefäße und ist stärker entwickelt als auf dem vorhergehenden Schnitt. Der nächste, etwa 5 mm davon entfernte Schnitt zeigt eine erhebliche Abnahme in der Dicke des C. fibrosum (Fig. e III) und außerdem beginnt eine asymmetrische Verlagerung der beiden Schwellkörper zueinander, indem das C. spongiosum ventral rechts, das C. fibrosum dorsal links rückt. Außerdem

rückt das C. spongiosum mehr und mehr aus der ventralen Rinne des C. fibrosum heraus, und kommt unmittelbar unter die Haut zu liegen. Die Harnröhre beginnt mehr und mehr ein transversaler Spalt zu werden. Der nächste Schnitt ist durch den lateralen Wulst gelegt (Fig. e IV). Das C. fibrosum ist auf Kosten der fibrösen Scheide sehr viel kleiner geworden. Diese Scheide gewinnt links vom C. fibrosum eine fast knorpelartige Härte. Das Corpus spongiosum hat in unmittelbarer Umgebung der Harnröhre an Ausbildung stark abgenommen. Dagegen liegen zu beiden Seiten der Harnröhre, nicht aber an ihrer Ventralfläche, starke spongiöse Gewebsmassen, von denen die rechte stärker als die linke ist. Die Urethra ist ein transversaler, 4 mm langer Spalt. Ein kurz proximal vom Abgange des spiraligen Endstückes gelegter weiterer Schnitt zeigt das stark unsymmetrische und von der dicken Scheide umhüllte C. fibrosum (Fig. e V). Die Harnröhre ist ein 5 mm breiter transversaler Spalt; von den beiden eichelartigen Schwellkörpern ist nur der linke noch da.

Das eigentliche C. spongiosum der Harnröhre ist hier schon fast völlig verschwunden. Auf allen weiteren Schnitten durch das spiralige Endstück zeigt sich, daß dieses nur noch aus dem sich allmählich verjüngenden, im Querschnitt ovalen C. fibrosum besteht, dessen Scheide nunmehr ringsum gleichmäßig dick ist, und aus der außerordentlich stark abgeplatteten, im Querschnitt 1 cm breiten, unmittelbar unter der Haut gelegenen Harnröhre, die kein C. spongiosum mehr besitzt (Fig. e VI). Die Harnröhre folgt der Konvexität der Schraubenwindung, das C. fibrosum der Konkavität (Textfig. f). Weber (p. 162) berichtet, daß er an der Spitze des Penis eine äußerst kleine Eichel gefunden habe, und auch Daudt (p. 245) glaubt dieses Gebilde feststellen zu können. Demgegenüber möchte ich betonen, daß an meinen Präparaten nichts davon zu sehen war und eine Eichel fehlt.

Ein Vergleich des Aufbaues dieses Penis mit dem von *Platanista* stößt auf mancherlei Schwierigkeiten. Gemeinsam ist die Ausbildung eines Endanhanges und die Unabhängigkeit des C. fibrosum und C. spongiosum voneinander in der distalen Partie. Ferner ist auch gemeinsam ein subkutaner akzessorischer Schwellkörper an der Basis des Anhanges, der in beiden Fällen gering ist. Dagegen ist von einer Gabelung des C. fibrosum keine Andeutung vorhanden, und während bei *Platanista* der Endabschnitt vom C. spongiosum gebildet wird, ist es bei *Phocaena* das C. fibrosum, welches im Endabschnitt bis an die Spitze ver-

läuft, während die Harnröhre im Endabschnitt keinen Schwellkörper besitzt.

Das zeigt, daß der Penis von *Phocaena* nach einem wesentlich anderen Bauplan aufgebaut ist. Auch mit dem Penis des oben beschriebenen japanischen Delphins zeigten sich keine engeren Vergleichspunkte, und nur mit dem von *D. tursio* ergaben sich einige wenige Uebereinstimmungen.

g) Zusammenfassung.

Ein Vergleich der bei den einzelnen Arten der Zahnwale gefundenen Resultate ergibt, daß der Bau des Penis keineswegs ein so einheitlicher ist, als bis jetzt angenommen wurde. So ist z. B. der Penis von *Platanista* recht verschieden konstruiert von dem von *Phocaena*. Anklänge an den einen oder anderen Bauplan finden sich bei den anderen untersuchten Zahnwalarten, jedoch ist noch ein weit umfangreicheres Beobachtungsmaterial nötig, ehe man an einheitliche Verknüpfung denken kann. Jedenfalls bestätigen meine Untersuchungen den von Gerhardt aufgestellten Satz, daß der Penis von der Selektion unabhängige Variationen zeigt und deshalb für phylogenetische Spekulationen nur mit großer Vorsicht zu verwerten ist.

Schon von Weber (1886) war auf mehrere übereinstimmende Merkmale des Penis der Zahn- und Bartenwale mit denen der Artiodactylen hingewiesen worden, und Gerhardt (1908, p. 362) führt folgende übereinstimmende Merkmale des Walpenis mit dem der Artiodactylen an: „1) eine ‚S'-förmige Krümmung, 2) das Fehlen einer deutlichen Glans, an deren Stelle sich eine kaum so zu bezeichnende minimale Anhäufung von spongiösem Gewebe findet, 3) die geringe Dicke des Penis, 4) das Vorhandensein zweier Musculi retractores, 5) das Fehlen eines Septums und Rutenknochens."

Auf Grund meiner Beobachtungen möchte ich diese Vergleichspunkte folgendermaßen modifizieren: Der Penis der Zahnwale stimmt mit dem der Artiodactylen im folgenden überein. 1) Bei beiden Gruppen findet sich die charakteristische „S"-förmige Krümmung des Penis. 2) Bei beiden kann sich an der Spitze des Penis ein bei den Ovinen als Processus urethralis bezeichneter Anhang finden. 3) Eine Glans an der Spitze des Penis fehlt durchaus. Dafür tritt akzessorisches Schwellgewebe an der Basis des Anhanges auf. 4) In beiden Gruppen sind zwei Musculi retrac-

tores vorhanden. 5) In beiden Gruppen fehlt dem Corpus fibrosum wenigstens im Schaft ein Septum und auch ein Penisknochen tritt niemals auf. Die von GERHARDT herangezogene Uebereinstimmung der geringen Dicke des Penis dürfte wohl nur für Bartenwale einige Geltung haben und erscheint mir überhaupt unerheblich.

Sind so gewisse Uebereinstimmungen des Zahnwalpenis mit dem der Artiodactylen unverkennbar, so muß ich es doch, ebenso wie GERHARDT (1908, p. 362) ablehnen, daraus auf eine unmittelbare Verwandtschaft beider Gruppen zu schließen.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1840 CARUS und OTTO, Erläuterungstafeln zur vergl. Anatomie.
1868 OWEN, R., Anatomy of Vertebrates, Vol. III.
1868 v. BENEDEN, P., Bull. de l'Acad. roy. Belgique, 2me Série, T. XXV.
1878 ANDERSON, J., Anatomical and Zool. Researches and Zool. Results of the Yunnan Expedition.
1886 WEBER, M., Studien über Säugetiere.
1901 BENHAM, W. Bl., On the Anatomy of *Cogia breviceps*. Proc. Zool. Soc., London.
1906 GERHARDT, U., Zur Morphologie des Wiederkäuerpenis. Verhandl. Deutsch. zool. Gesellsch.
1908 — Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Erg. u. Fortschr. der Zoologie, Bd. I, Heft 2.

Tafelerklärung.

Tafel 47.

Fig. 13. Geöffneter Genitaltraktus eines weiblichen *Delphinus delphis* mit steinartigen Konkrementen.

Fig. 14. Dasselbe Präparat mit längsgespaltenem Muttermund.

Fig. 15. Penis eines Embryos von *Platanista gangetica* von 89 cm Rückenlänge.

Fig. 16. Dasselbe Präparat mit gespaltenem Präputialsack.

Tafel 48.

Fig. 17. Dasselbe Präparat von der dorsalen Seite.

Fig. 18. Dasselbe Präparat in Seitenansicht.

Fig. 19. Querschnitt durch die Oberfläche eines „Seitenlappens" des Penis von *Platanista*.

Fig. 20. Penis eines Fetus eines japanischen Delphins von 38 cm Rückenlänge, von der ventralen Seite gesehen.

Fig. 21. Dasselbe Präparat in der Seitenansicht.

Fig. 22. Penis eines Fetus eines japanischen Delphins von 40,5 cm Rückenlänge.

Tafel 49.

Fig. 23. Penis einer erwachsenen *Phocaena communis*, aus dem Präputialsack präpariert.

Fig. 24. Derselbe Penis mehr von oben.

Fig. 25. Urogenitalsystem eines jüngeren männlichen Exemplares von *Phocaena communis*.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3589.



Fig. 1.



Fig. 1.

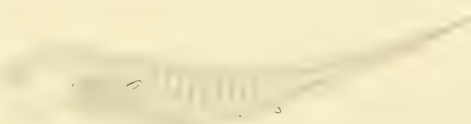


Fig. 2.

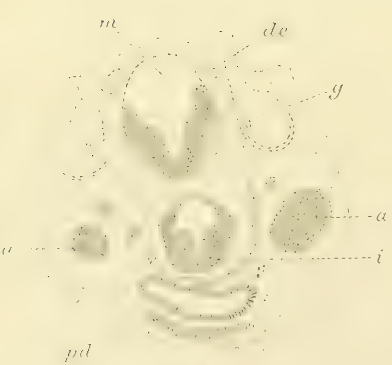


Fig. 6.

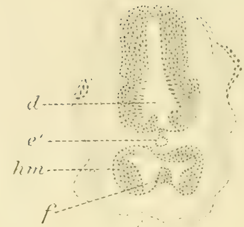


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 7.



Fig. 8.

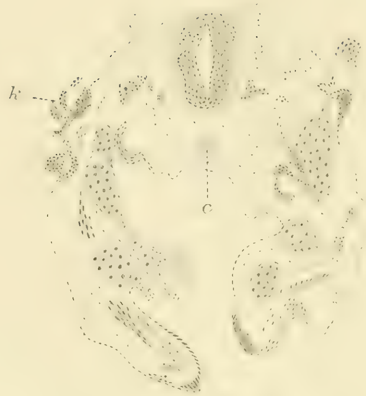


Fig. 11.

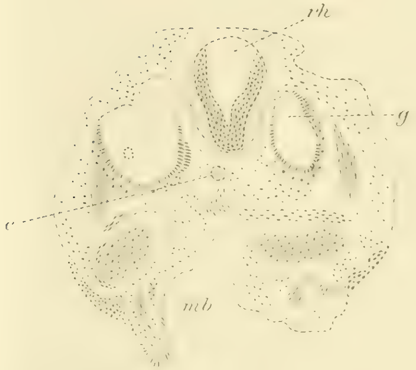


Fig. 9.



Fig. 12.

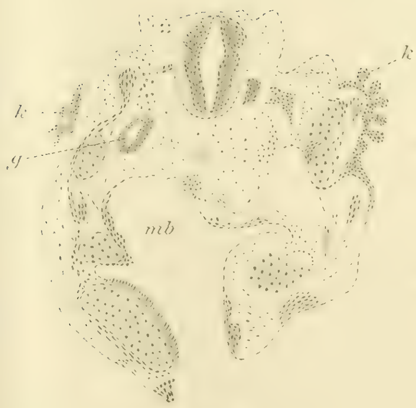


Fig. 10.



Fig. 13.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.

Fischer in Jena.



Fig. 1.



Fig. 1.



Fig. 2.

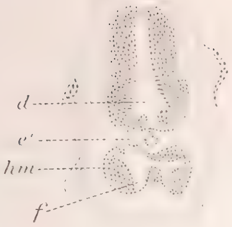


Fig. 3.



Fig. 4.

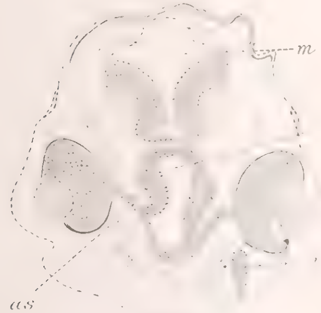


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

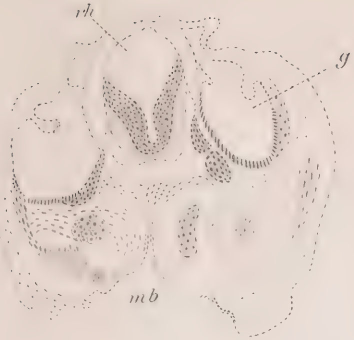


Fig. 8.



Fig. 9.

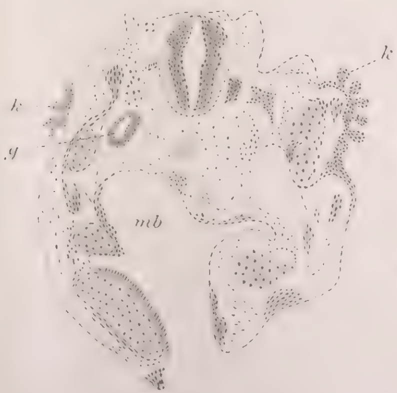


Fig. 10.

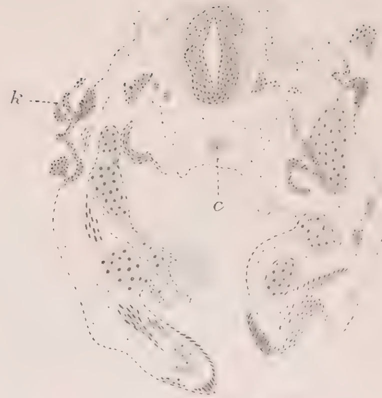


Fig. 11.



Fig. 12.

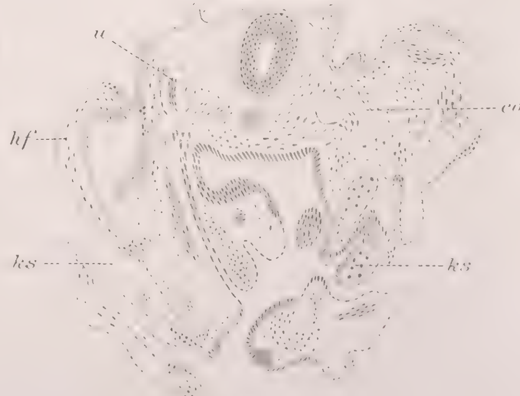


Fig. 13.



Fig. 25.



Fig. 26.



g. 22.

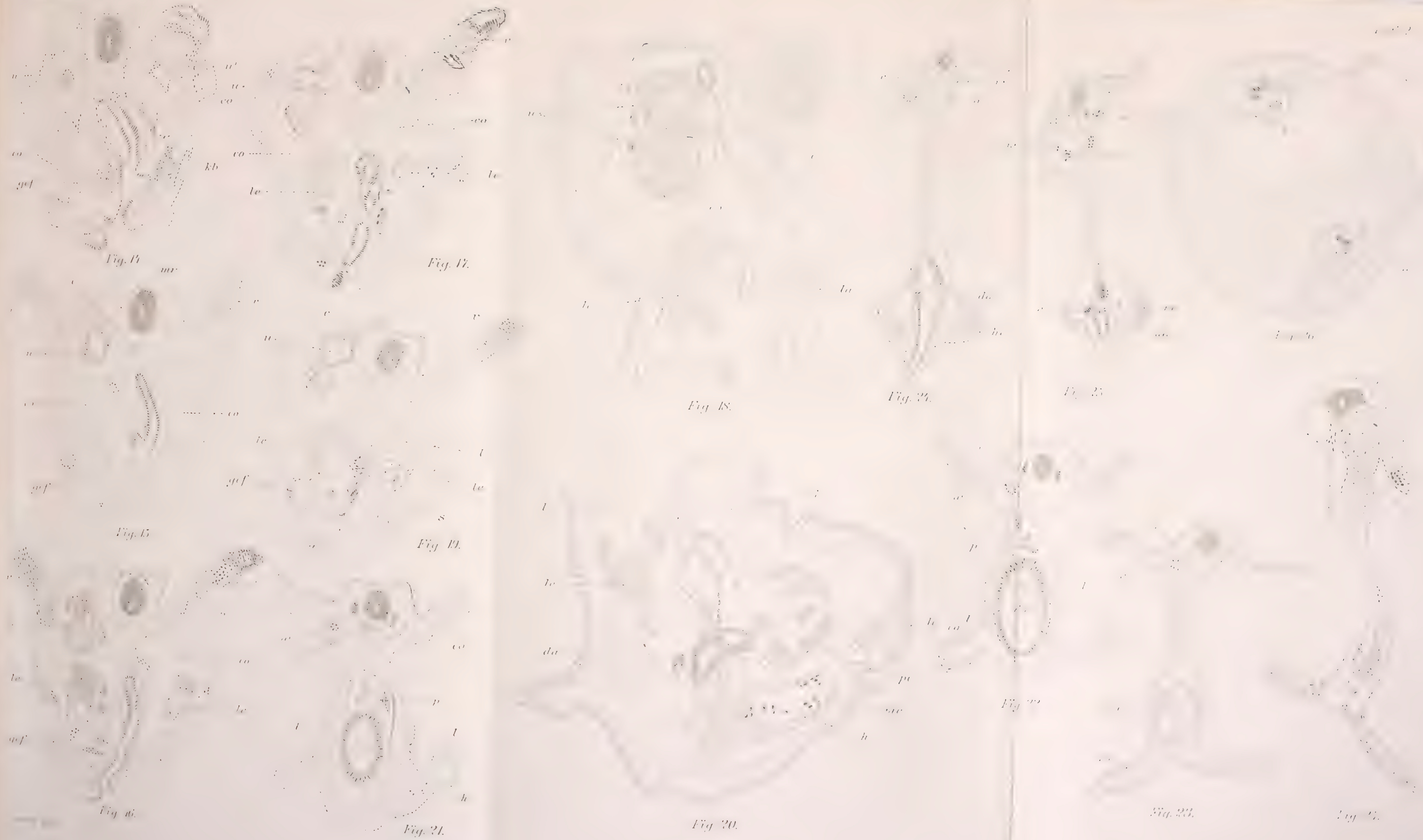


Fig. 23.



Fig. 27.

Lith.Anst.v.K.Wesser Jena



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

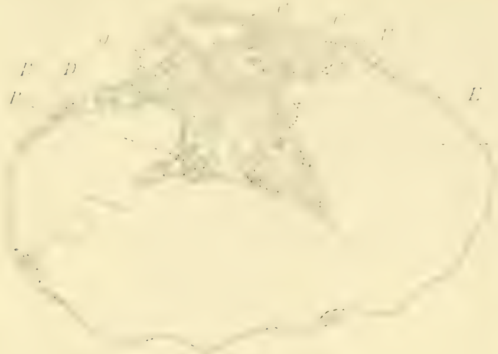


Fig. 28.

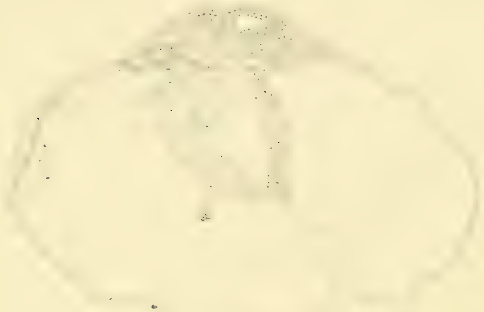


Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31.

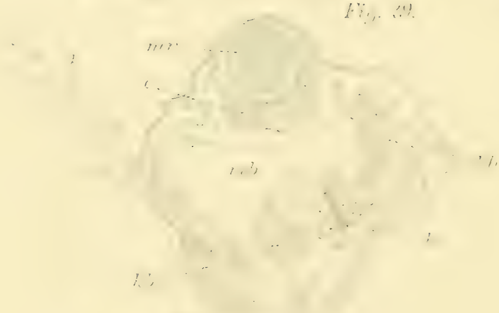


Fig. 32.



Fig. 33.

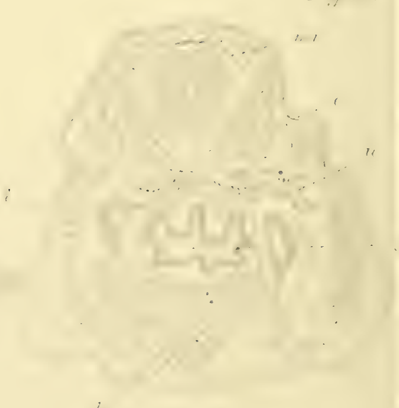


Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 37.



Fig. 38.



Fig. 40.



Fig. 36.



Fig. 39.



Fig. 28.



Fig. 31.



Fig. 29.



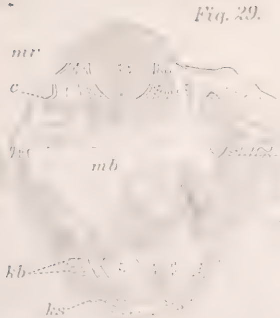


Fig. 32.







Fig. 35.



Fig. 37.

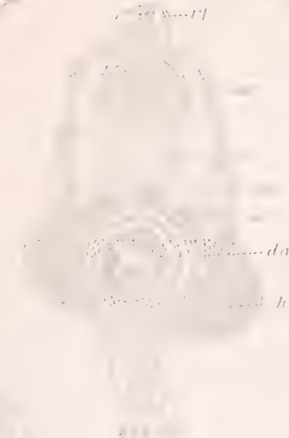




Fig. 40.





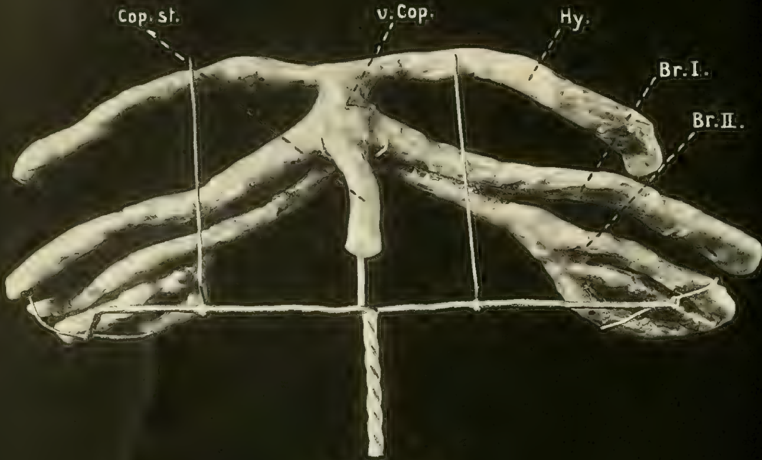


Fig. 1.a

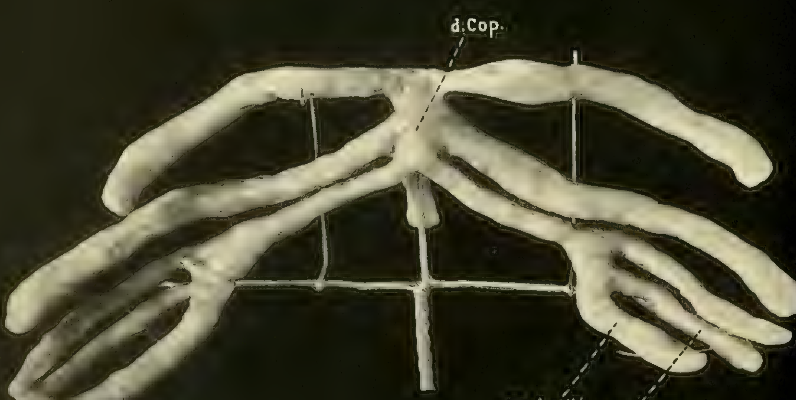


Fig. 1. b.

Tarapani.

Verlag von Gusta

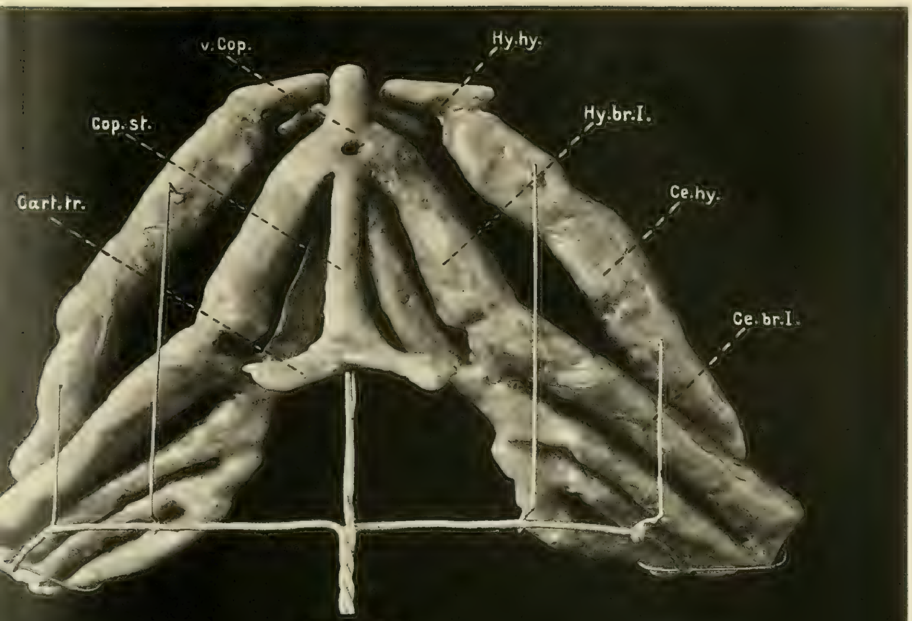


Fig. 2.a.

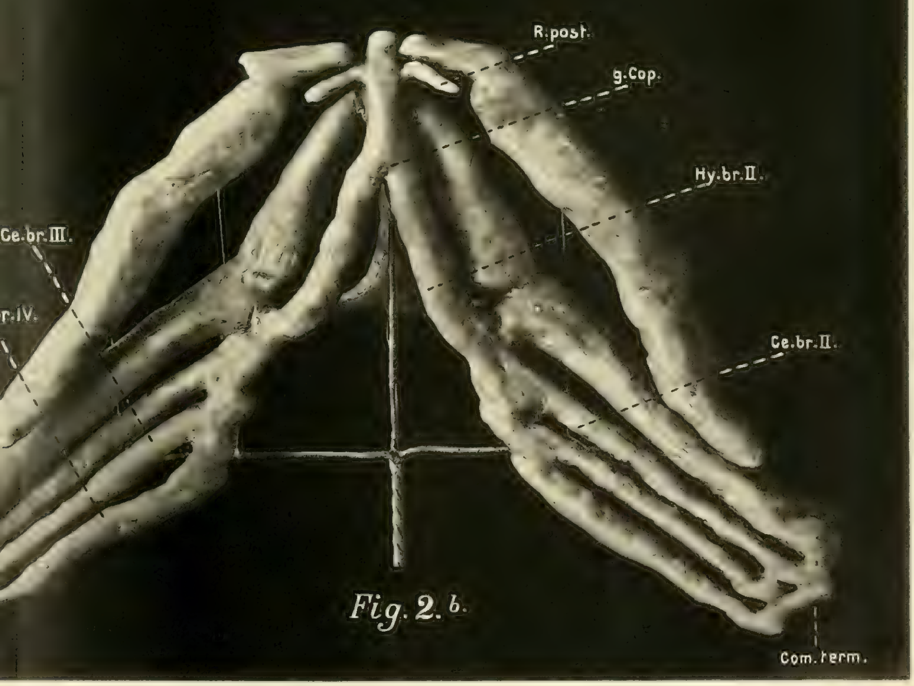


Fig. 2. b.

scher in Jena.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

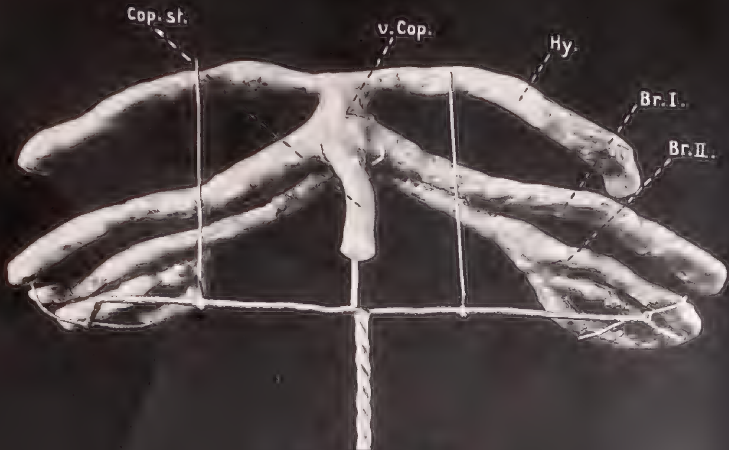


Fig. 1.a

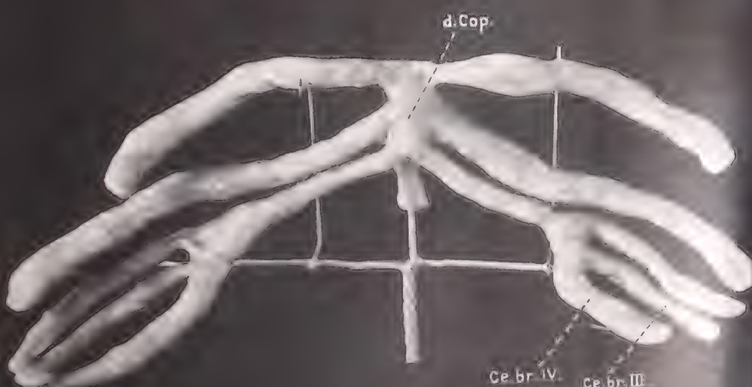


Fig. 1.b

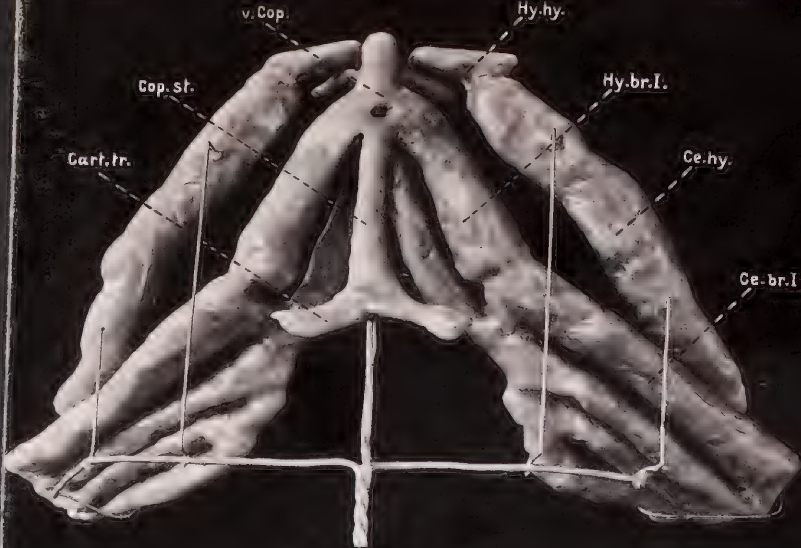


Fig. 2.a

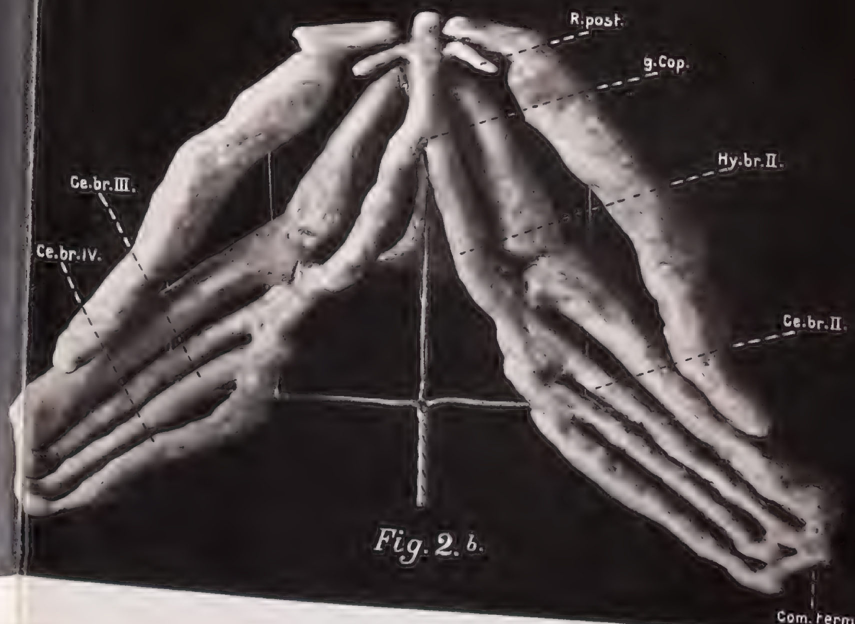


Fig. 2.b

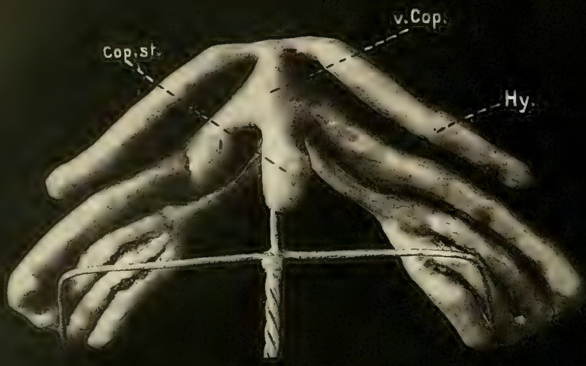


Fig. 3. a.

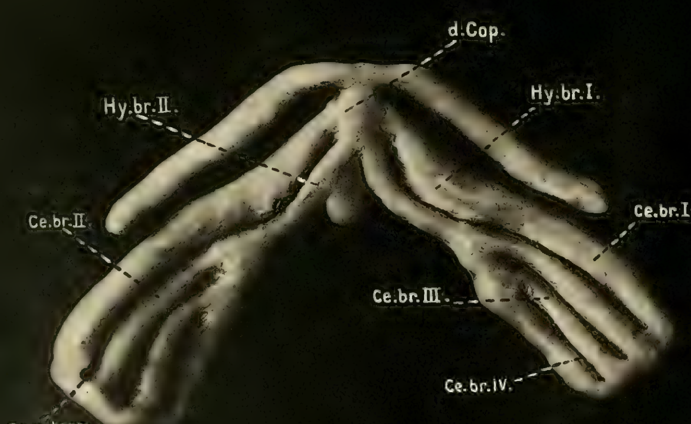


Fig. 3. b.

Tarapani.

Verlag von Gust

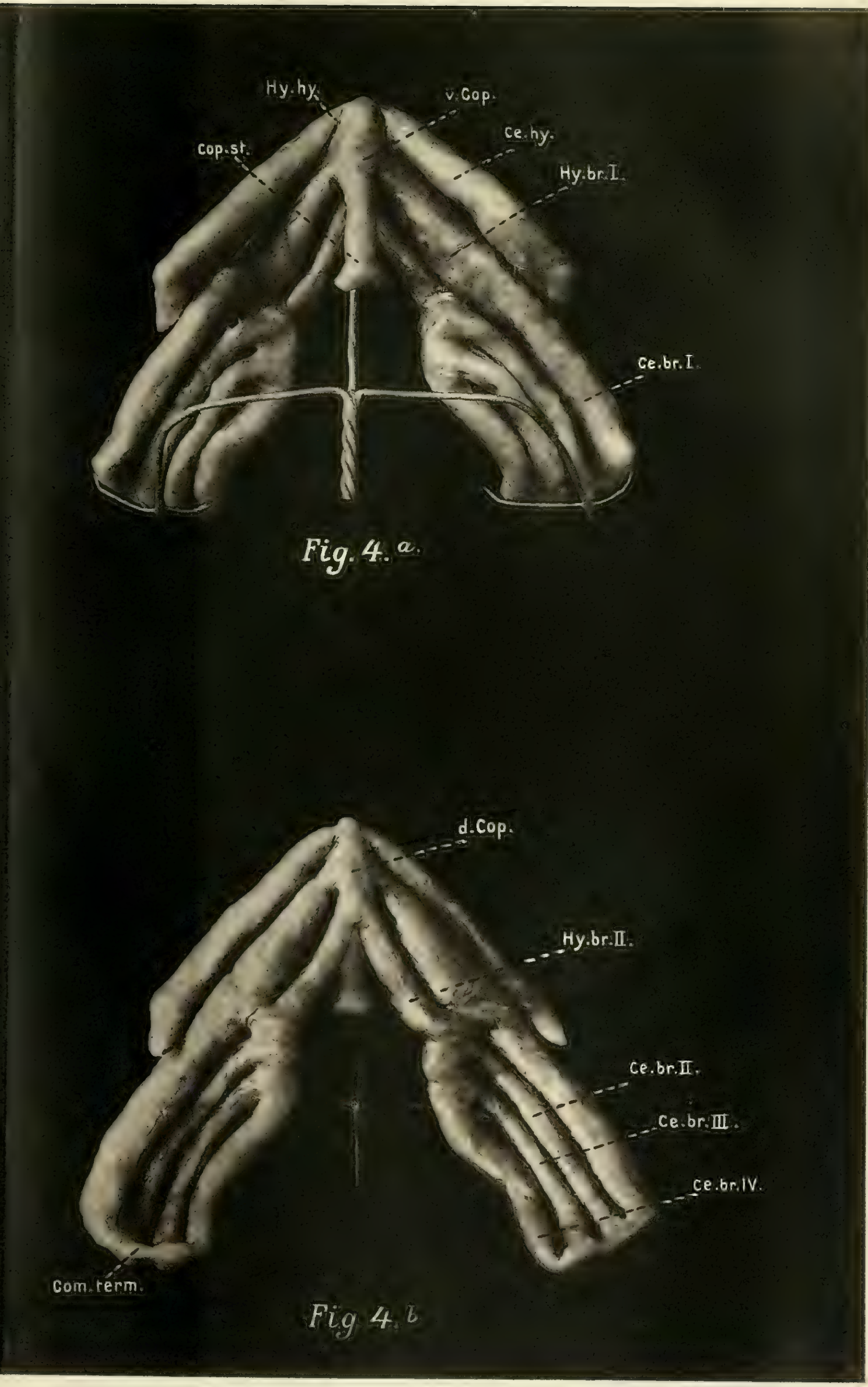


Fig. 4. a.

Fig. 4. b.

scher in Jena.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

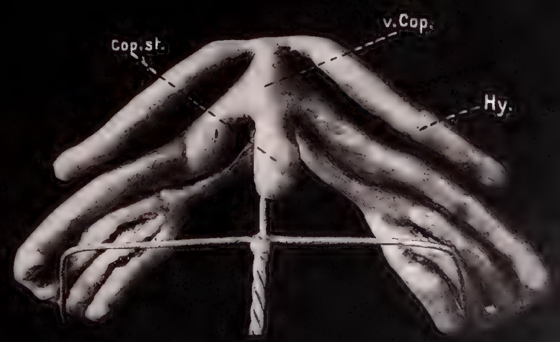


Fig. 3. a.



Fig. 4. a.



Fig. 3. b.



Fig. 4. b.

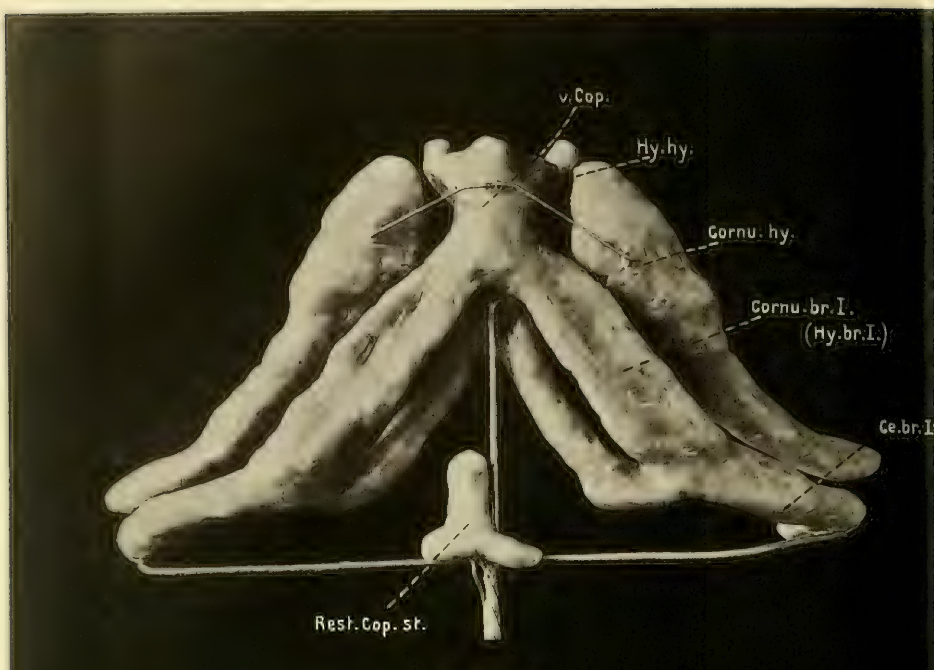

v.Cop.
Hy.hy.
Cornu.hy.
Cornu.br.I.
(Hy.br.I.)
Ce.br.I
Rest.Cop.st.

Fig. 5. a.

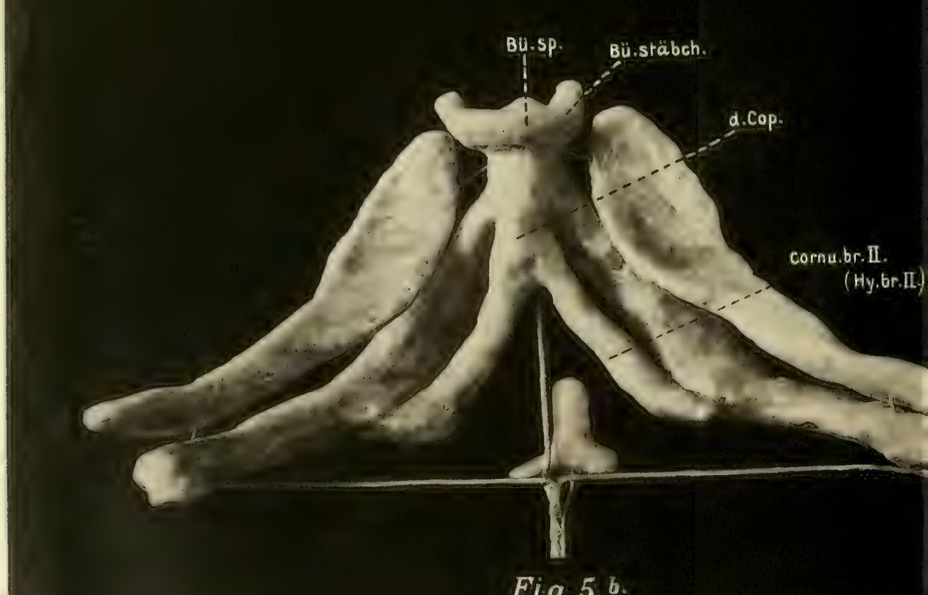

Bü.sp.
Bü.stäbch.
d.Cop.
Cornu.br.II.
(Hy.br.II.)

Fig. 5. b.

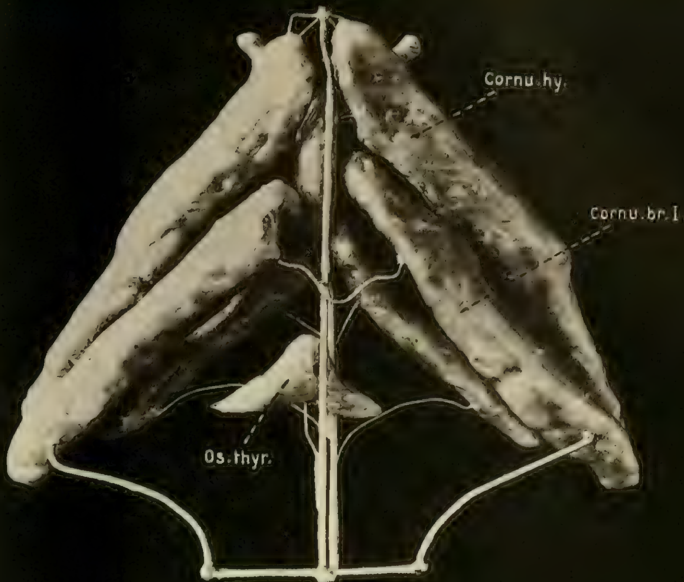


Fig. 6. a.

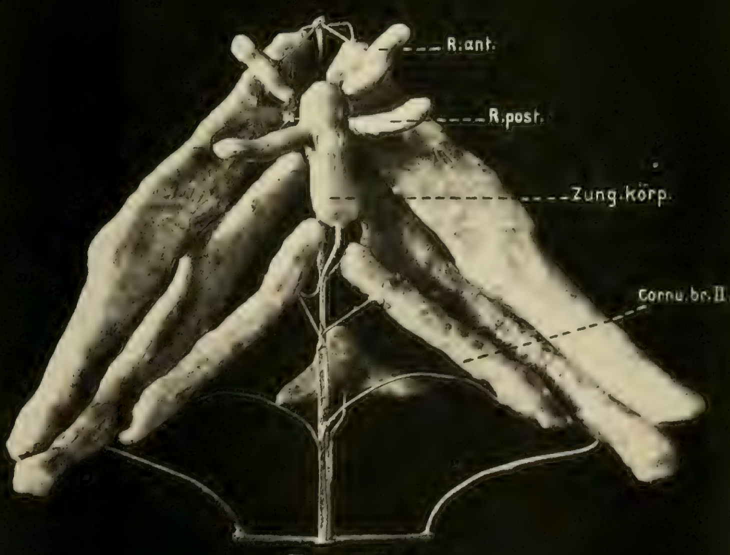


Fig. 6. b.

ischer in Jena.
Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

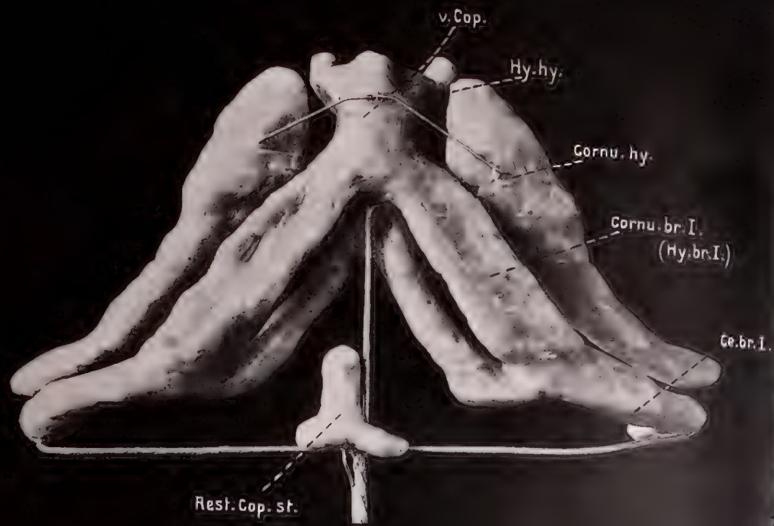


Fig. 5. a.

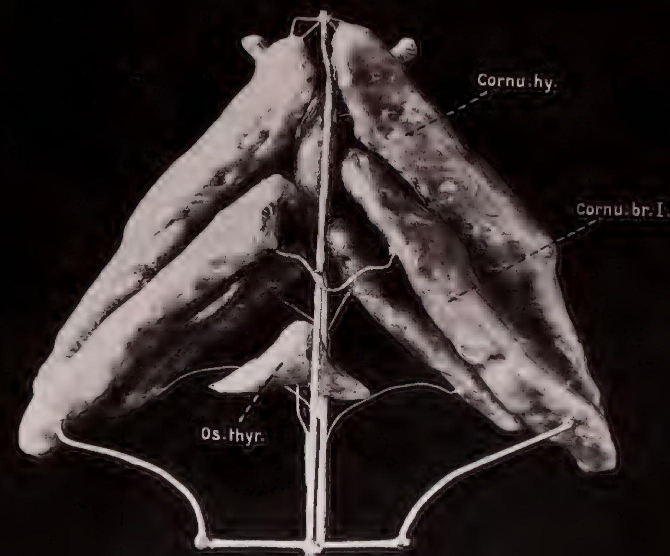


Fig. 6. a.

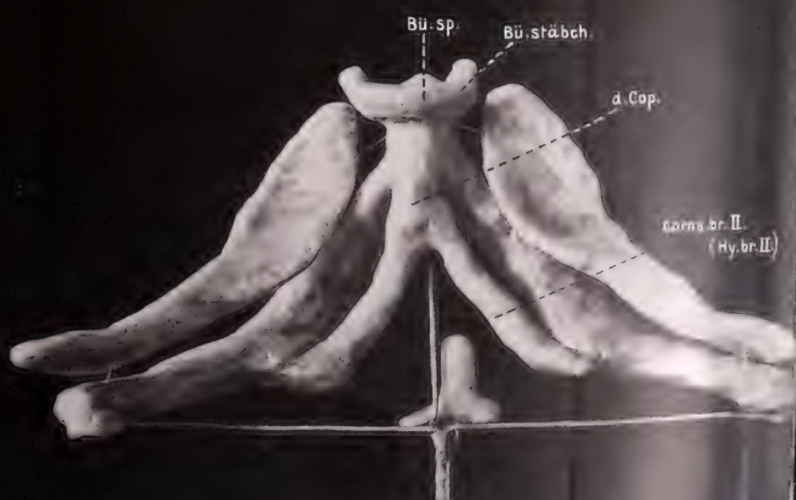


Fig. 5. b.

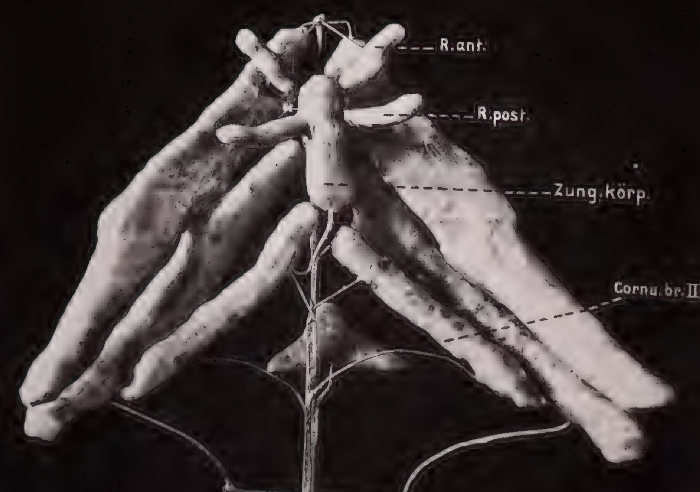
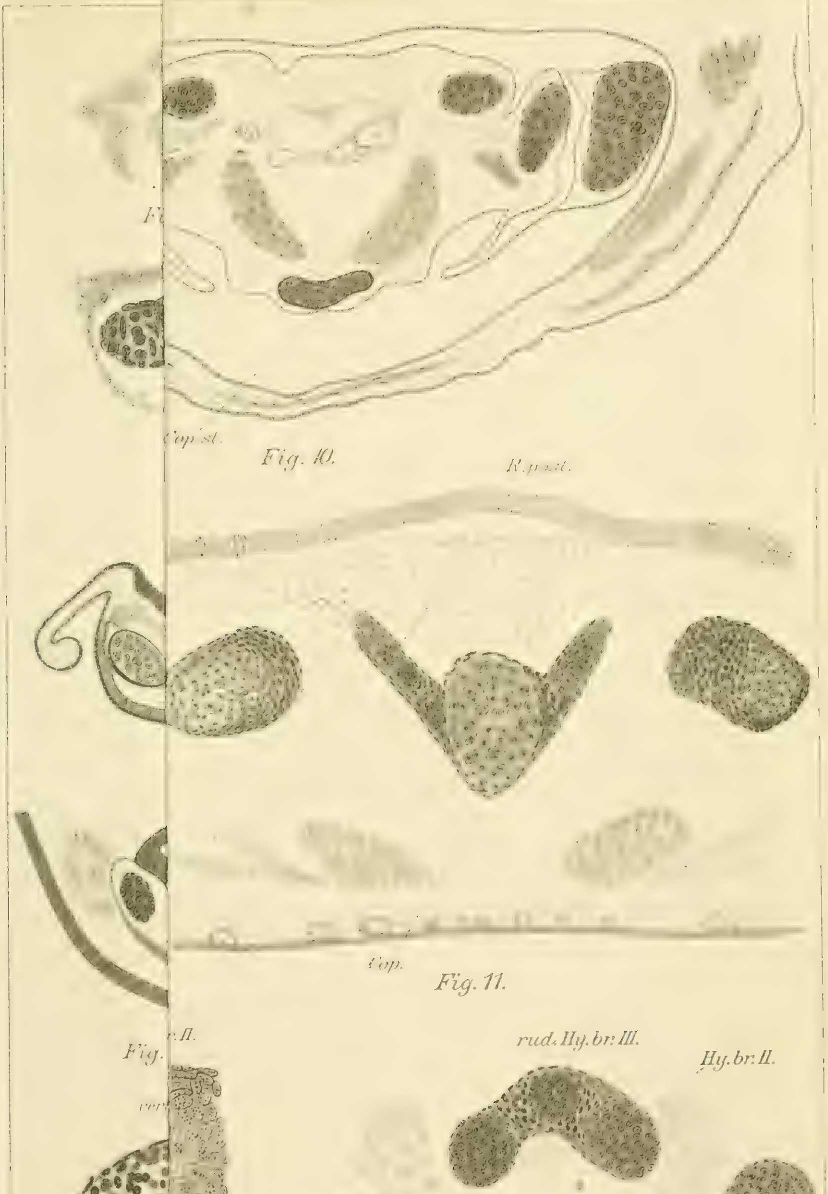


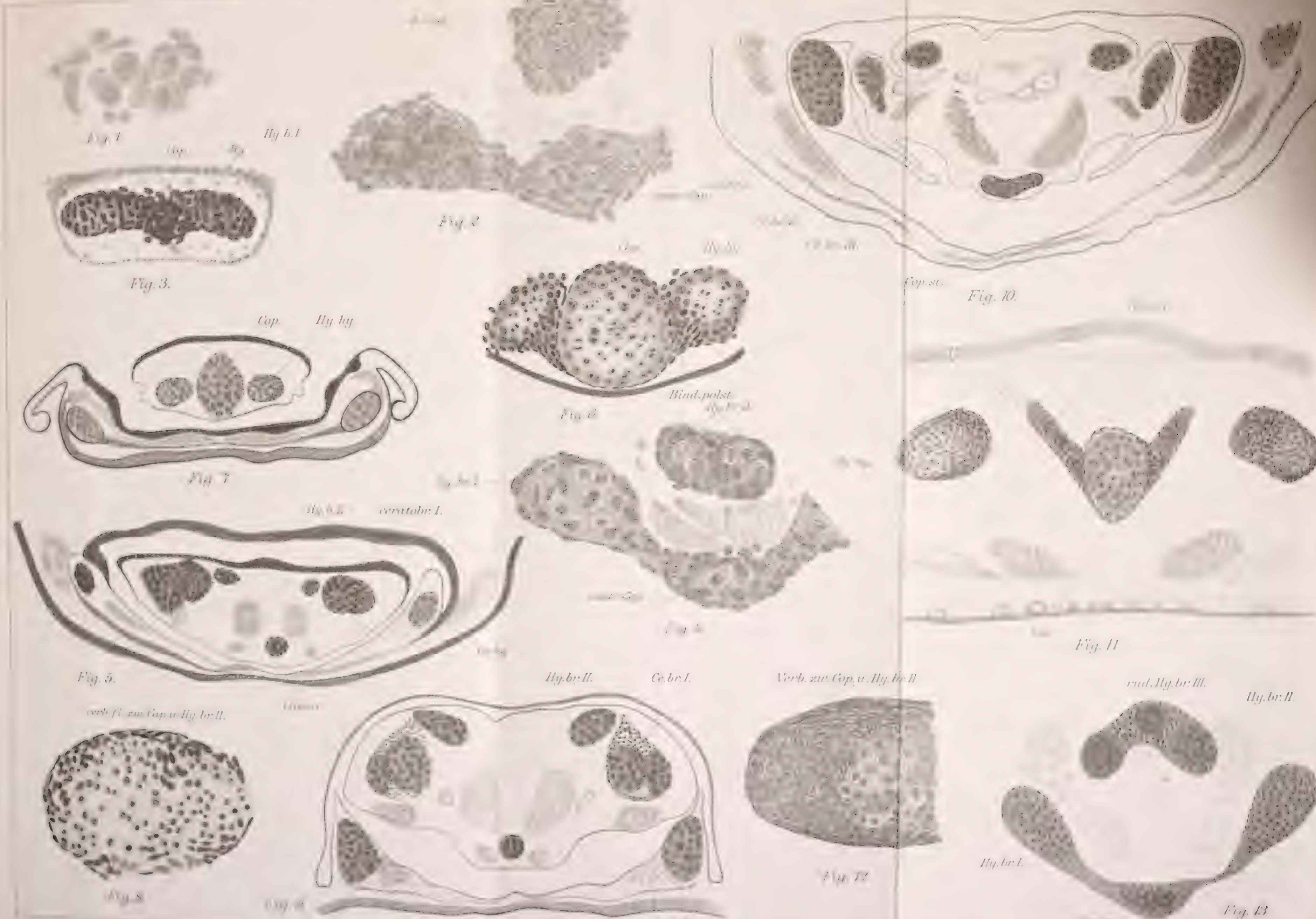
Fig. 6. b.

Tarapani.

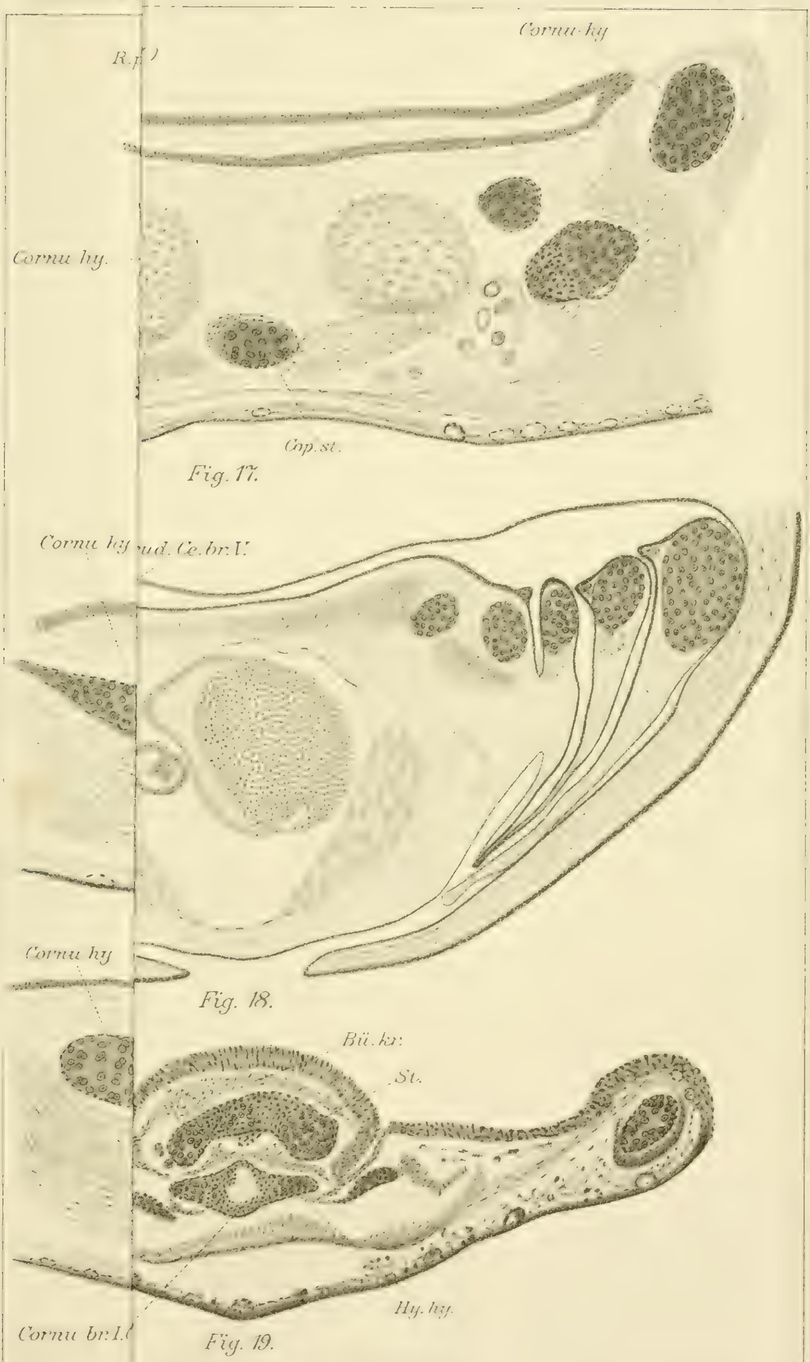
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.


Cop.st.
Fig. 10.
R.post.
Cop.
Fig. 11.
r.II.
Fig.
rud. Hy. br. III.
Hy. br. II.
Hy. br. I.
Cop. st.
Fig. 13.

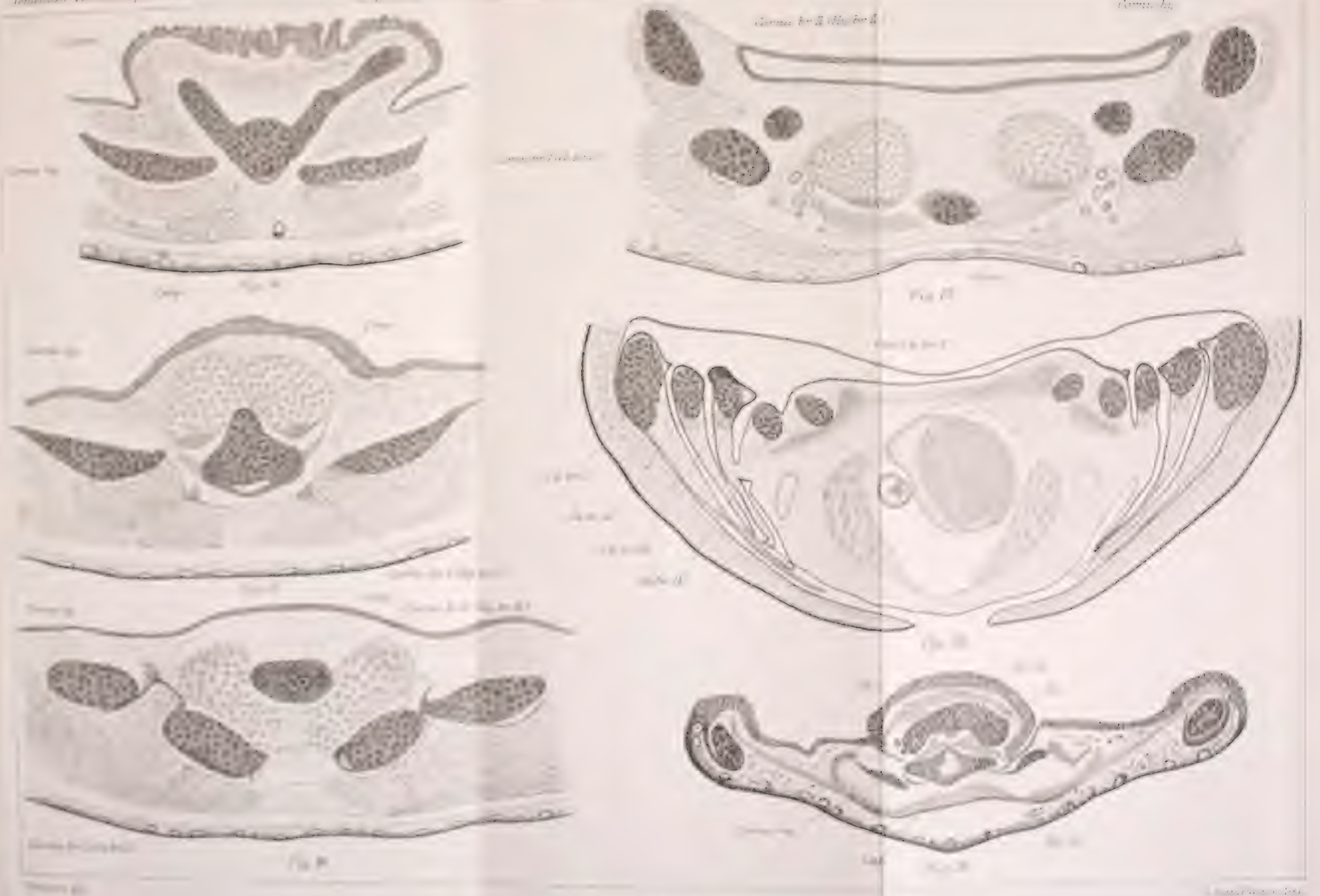


Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith Anst v E. Wesser, Jena



Tarapani gez.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Verlag v. Gustav Fischer in Jena.

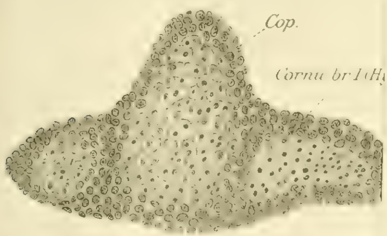


Fig. 20.

Verb. zw. Cop. u. Hy. br. II.

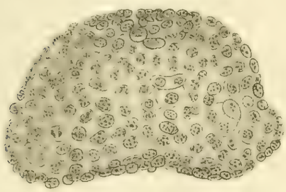
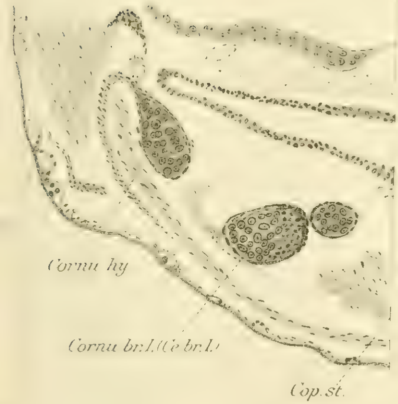
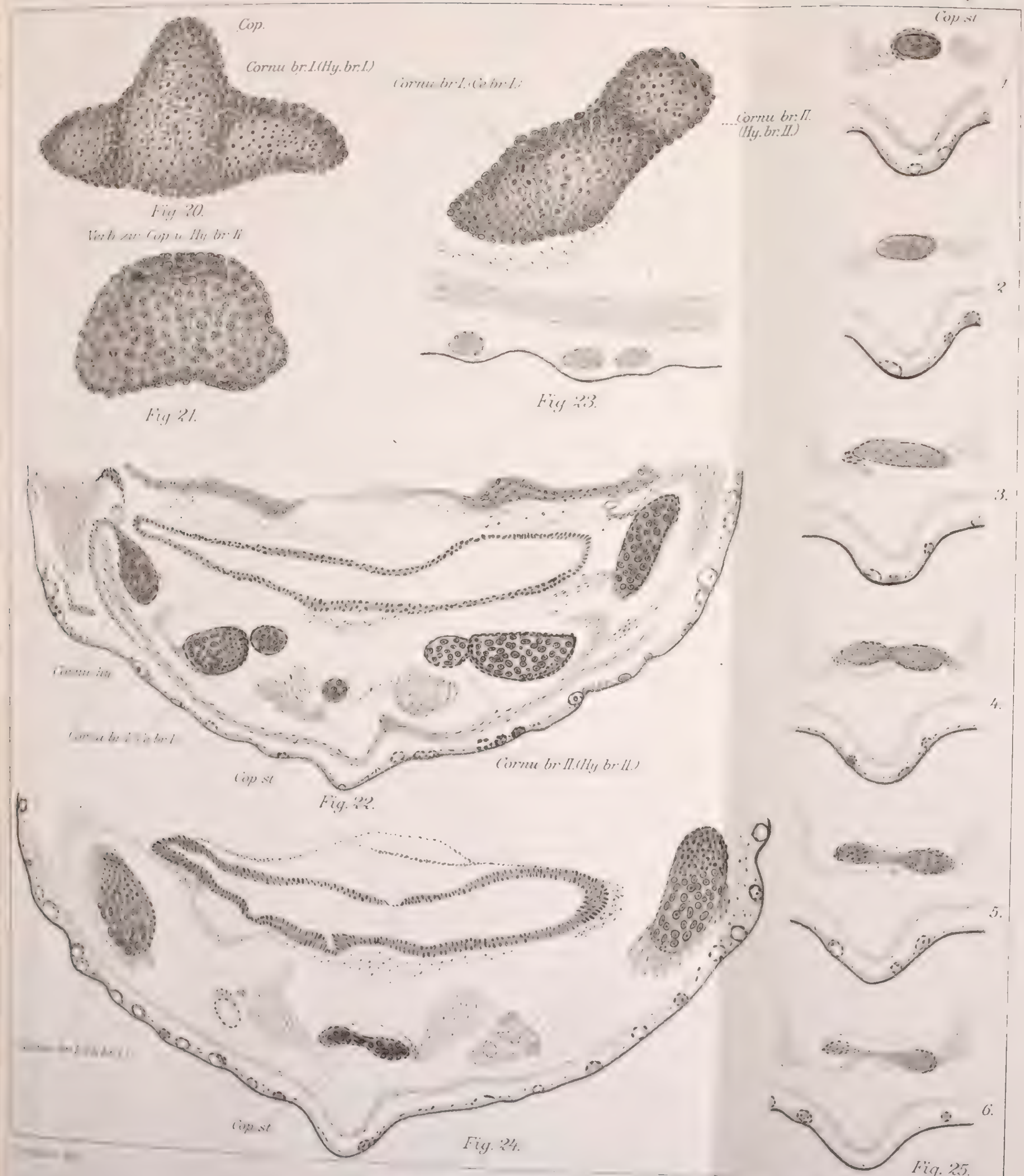


Fig. 21.



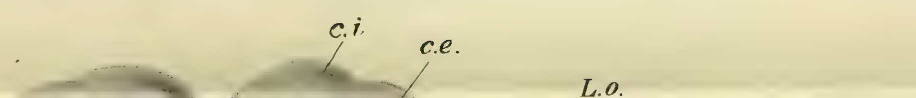


arapani gez.



Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena

Fig. 3.



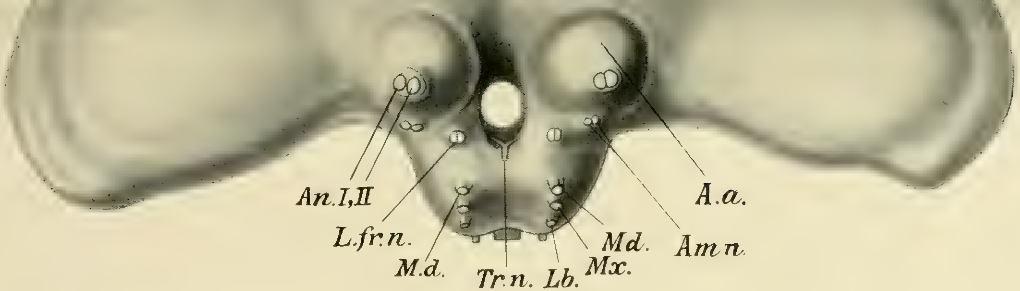
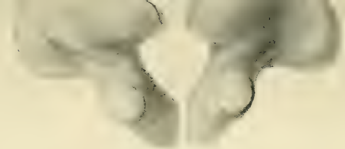


Fig. 4.


Fig. 7.

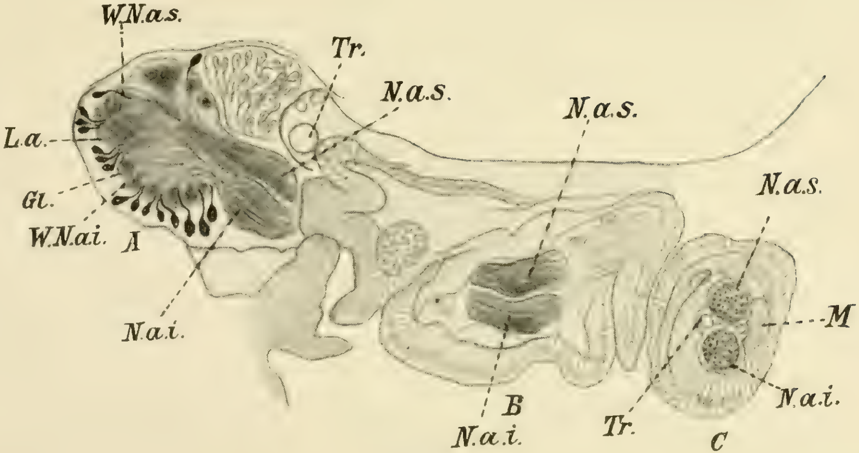


Fig. 6.

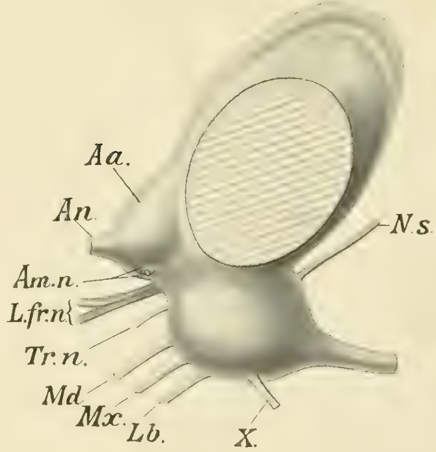
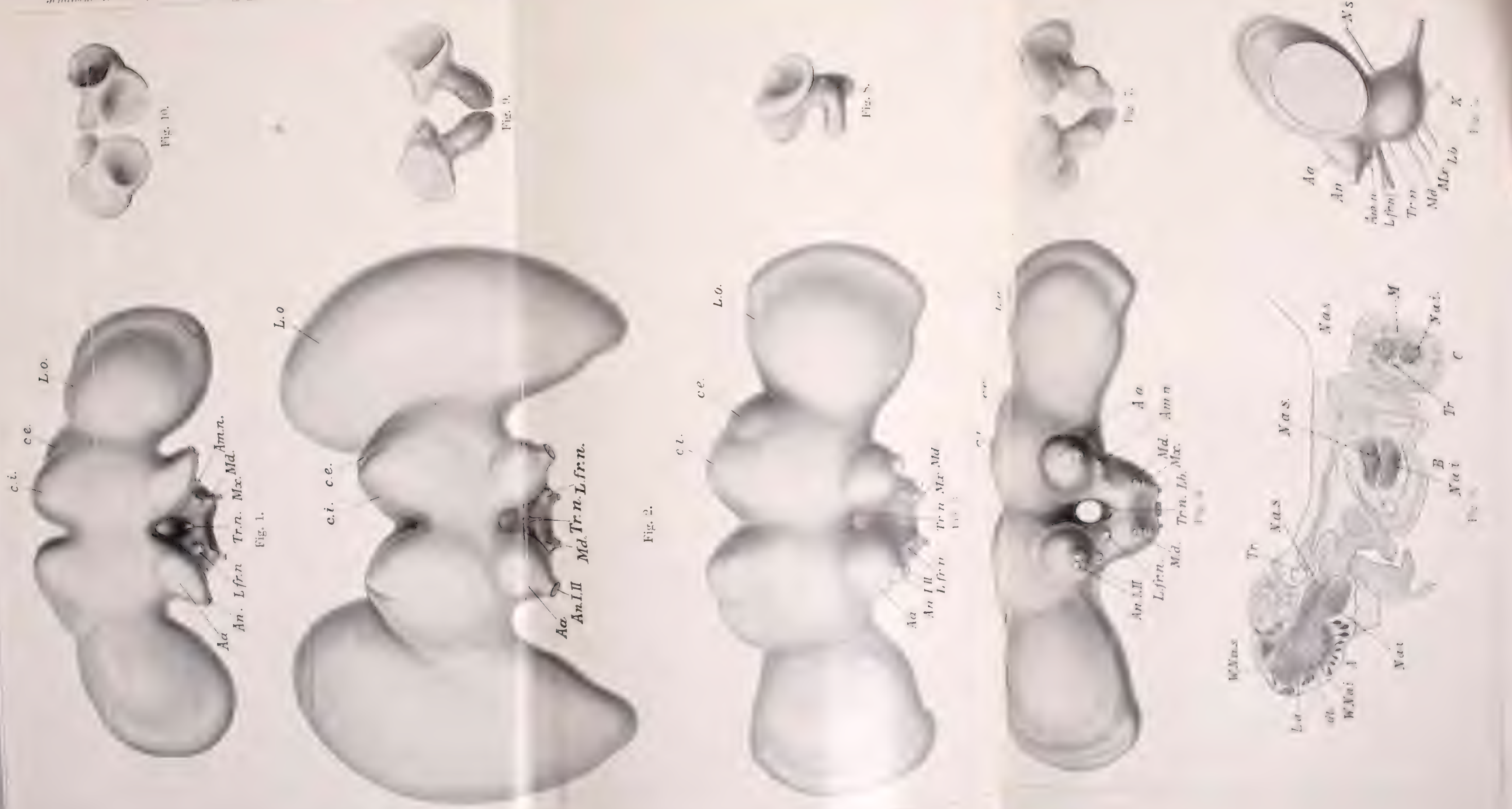


Fig. 5.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

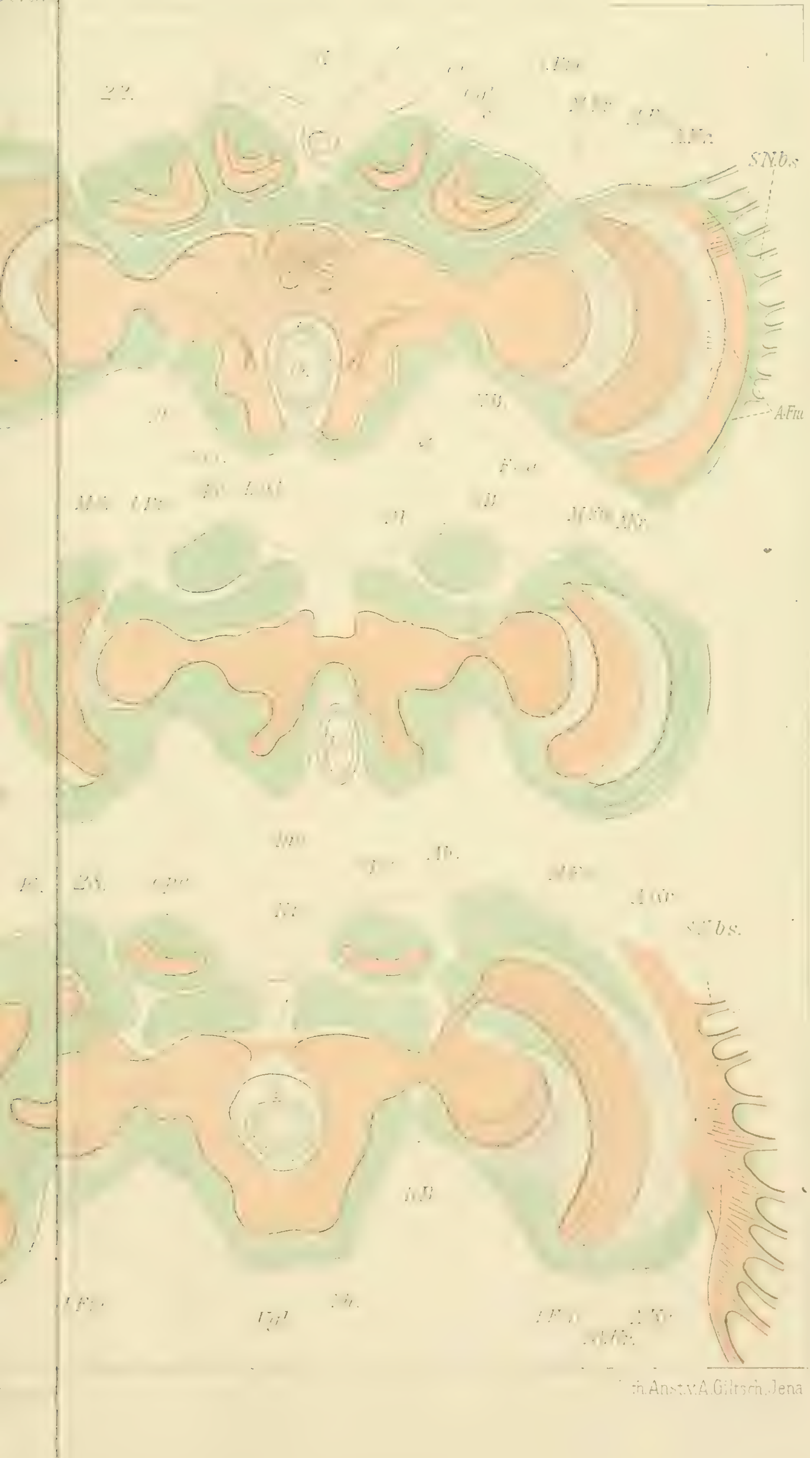


Lith.Anst.v.A.Giltsch,Jena.



Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

11–13 Arbeiterin, 14–16 Königin, 17–19 Drohne.



Lith.Anst.v.A.Giltsch, Jena


21.
Ph.
c.pc.
Lfm.
Fa.s.
Fa.i.
Br.
M.Fm.
Pl.
Fa.i.
Lgl.
Pl.
Ogl.
Br.
Fa.i.
c.pc.
Fa.i.
M.Kr.
L.Fm.
c.pc.
La.i.



Lith.Anst.v.A.Giltsch,Jena.

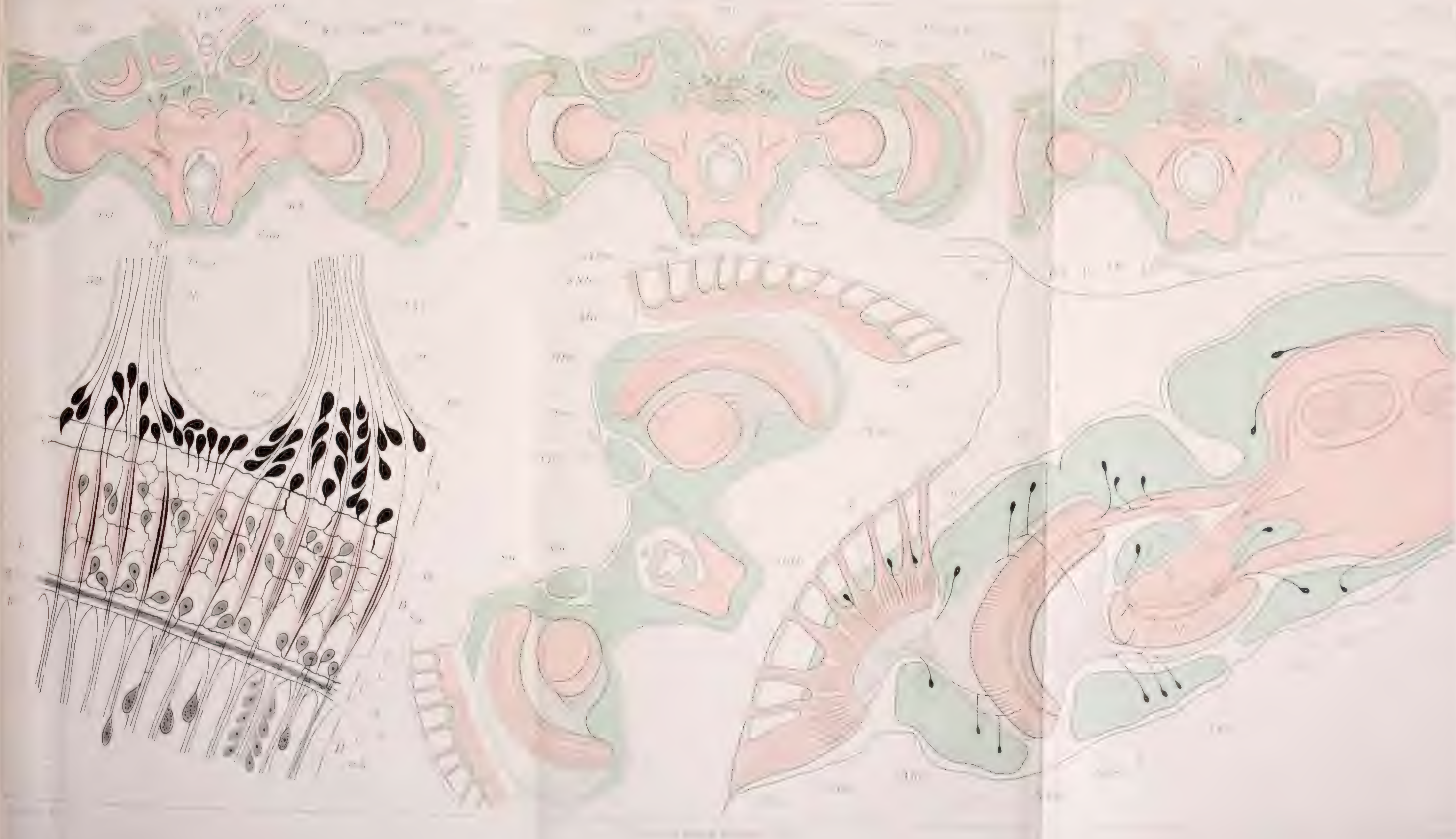






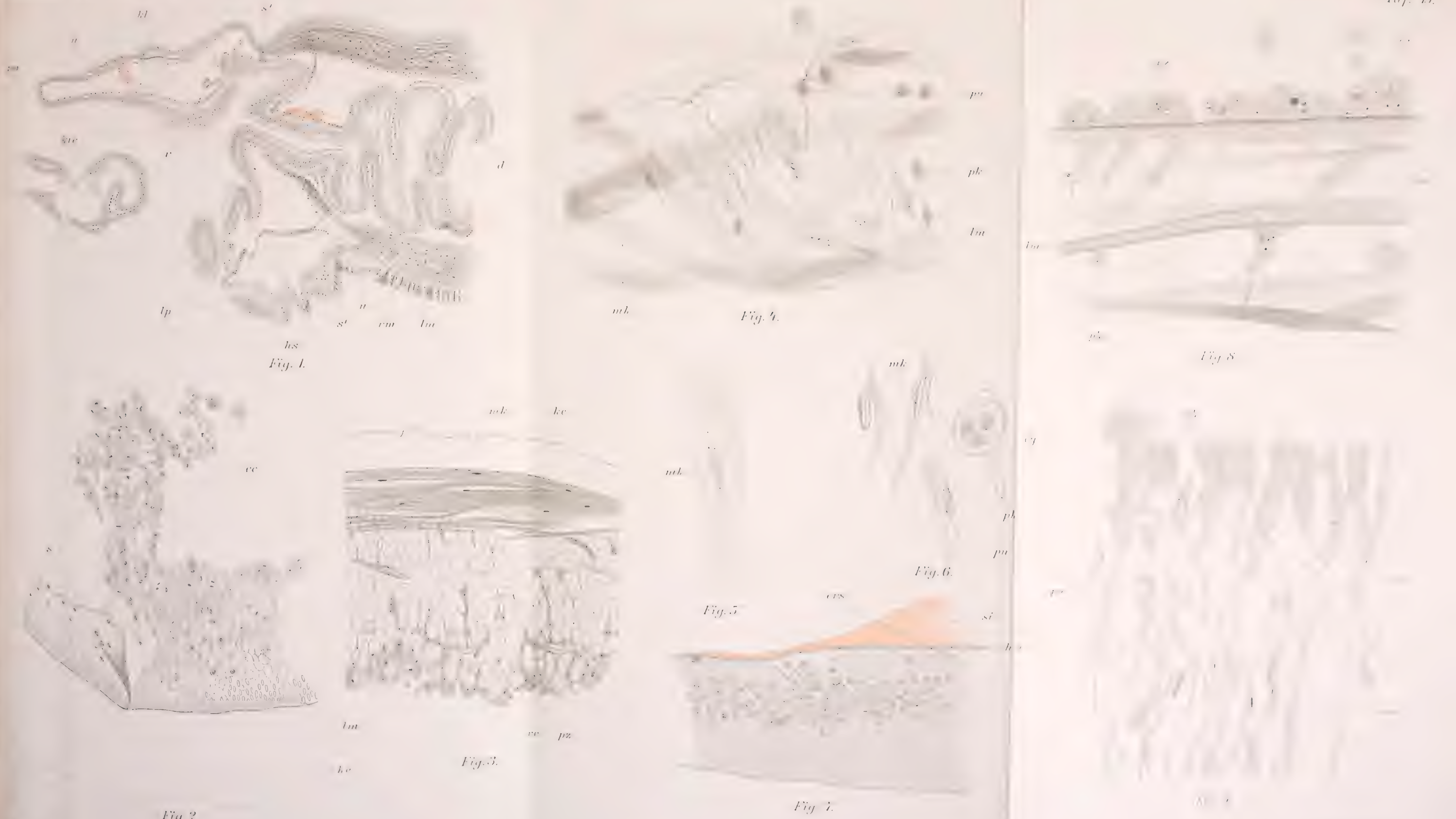


Fig. 8.



Fig. 9.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.



Gustav Fischer



Fig. 15.

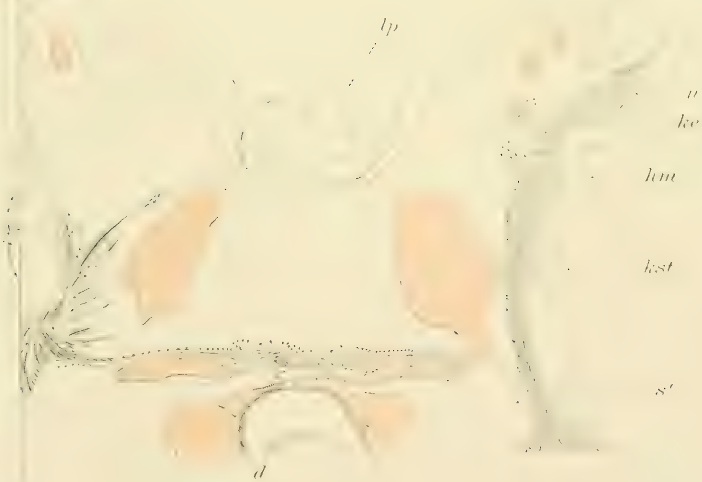


Fig. 16.

ircher gez.



Fig. 10.

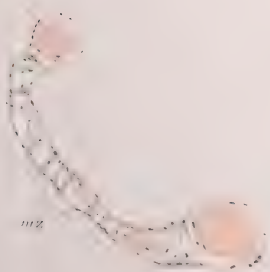


Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena



Fig. 25.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Fig. 33.

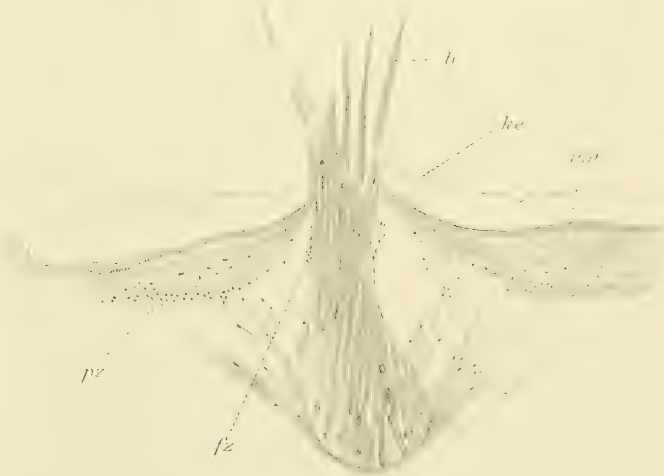


Fig. 34.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.

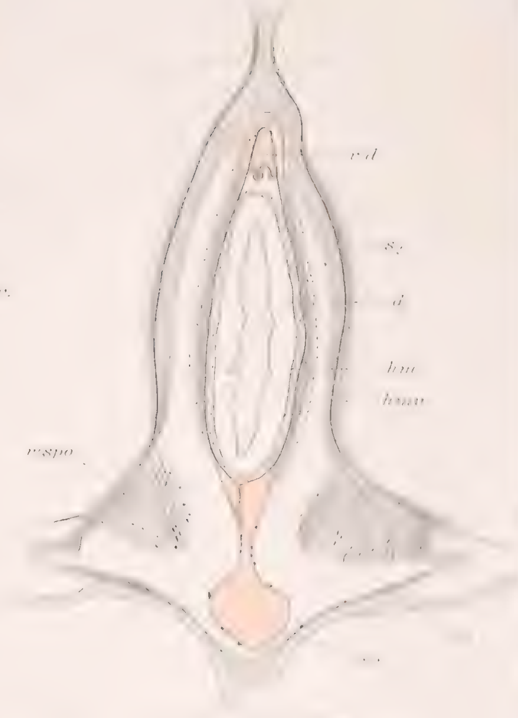


Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 33.



Fig. 34.

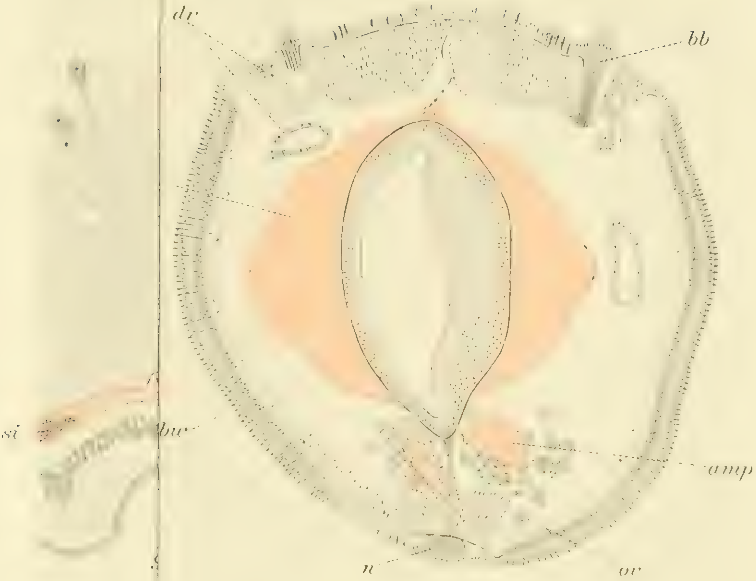


Fig. 39.



Fig. 40.

Zurcher gez.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Fig 35.



Fig 36.



Fig 37.



Fig 38.



Fig 39.

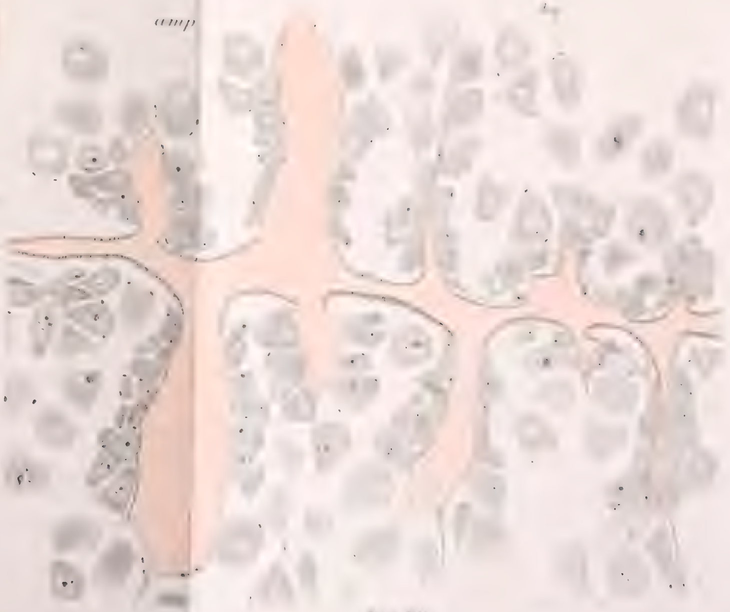


Fig 40.

Verlag v. Gustav Fischer in Jena.



Fig. 43.



Fig. 46.



Fig. 45.



Fig. 41.





Fig. 44.



Fig. 42.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.



Fig. 43.

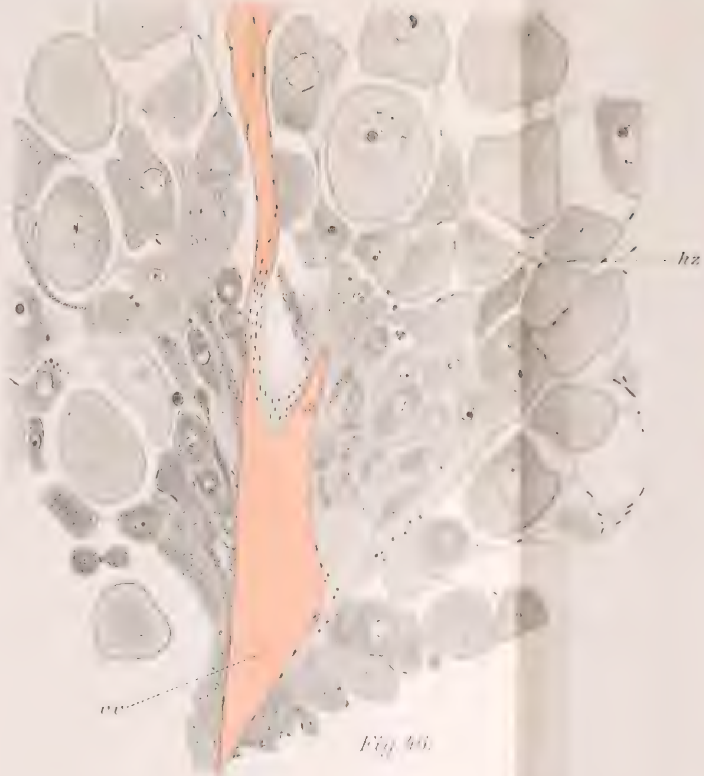


Fig. 46.



Fig. 44.

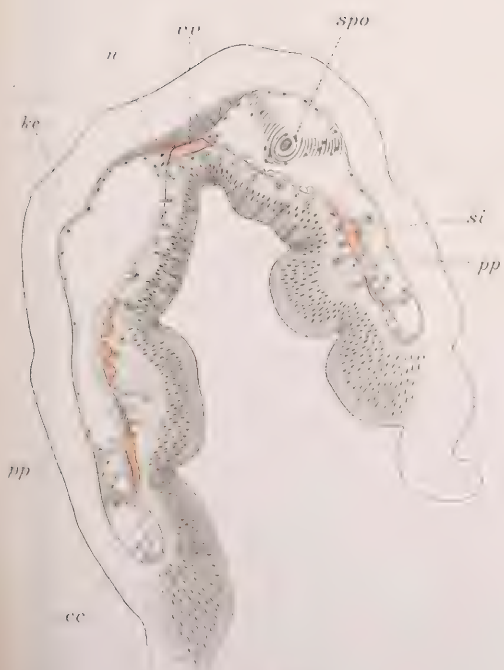


Fig. 45.



Fig. 41.

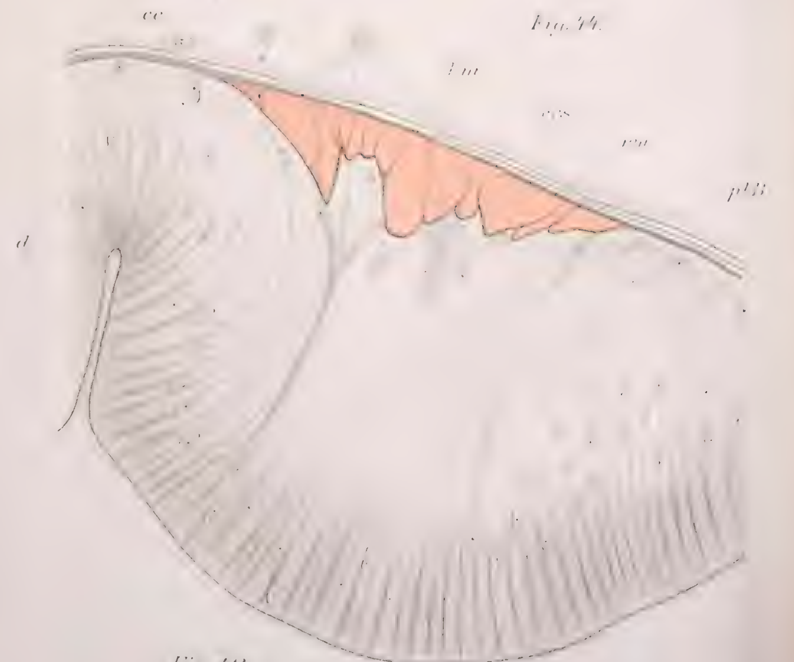


Fig. 42.



Fig. 2.



Fig. 2a.

1. Platte.

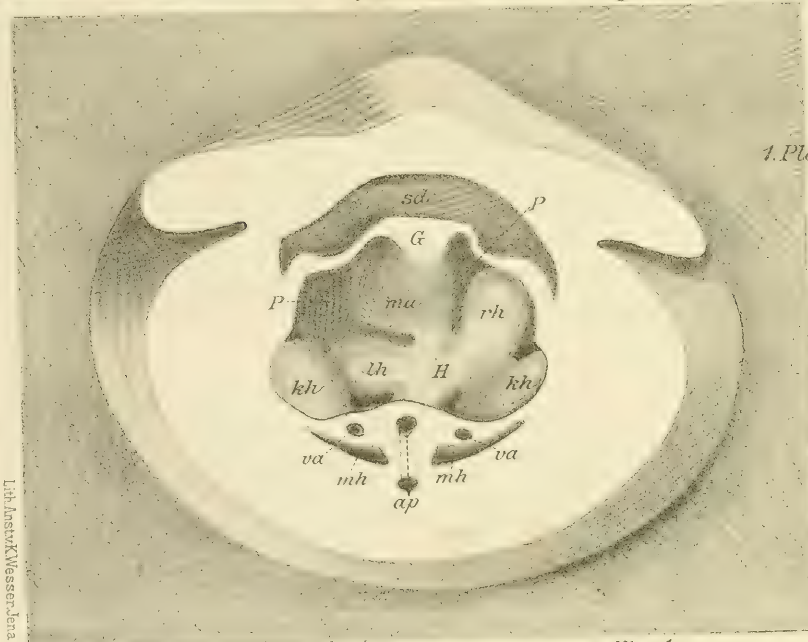


Fig. 1.

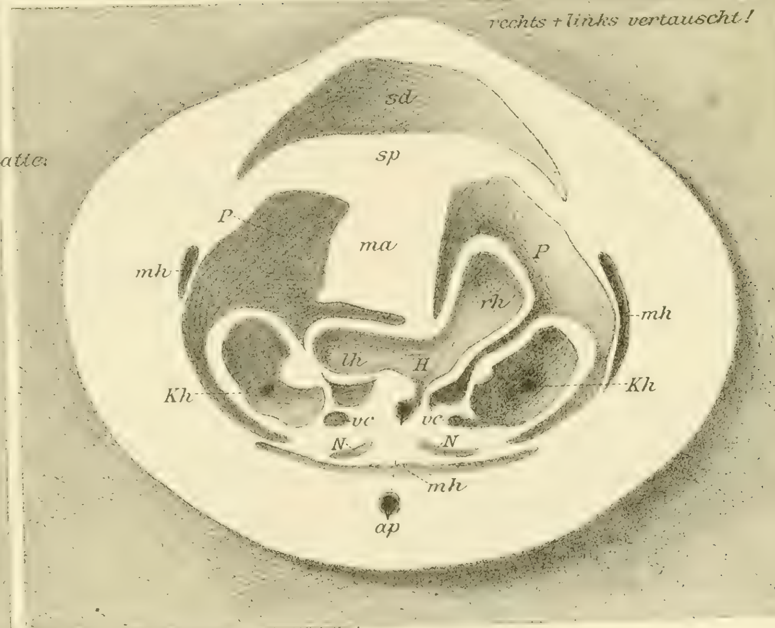


Fig. 1a.

Naef ge

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena













Verlag von Gustav Fischer in Jena

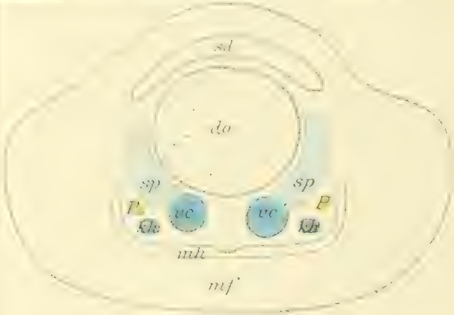


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 6.

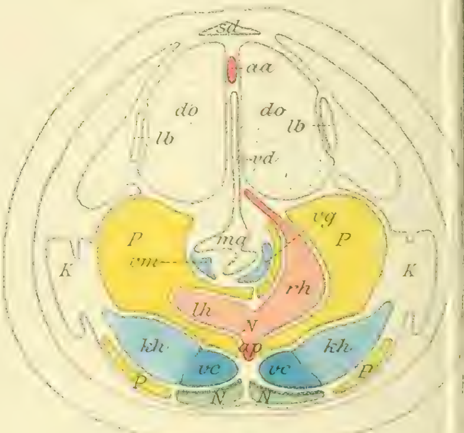


Fig. 15.



Fig. 7.

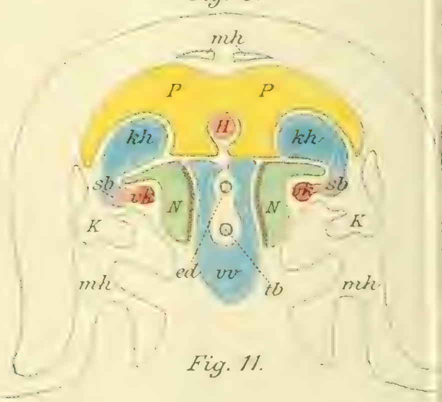


Fig. 11.

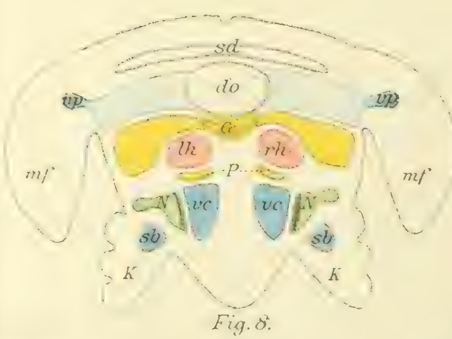


Fig. 8.

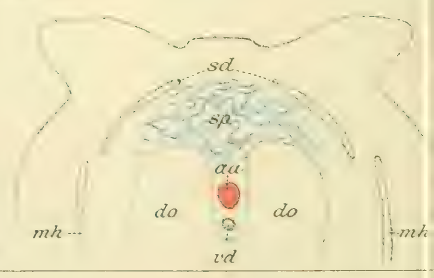


Fig. 13.

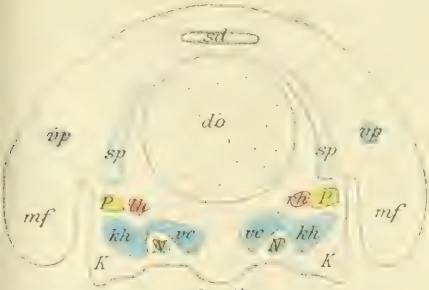


Fig. 3.



Fig. 4.

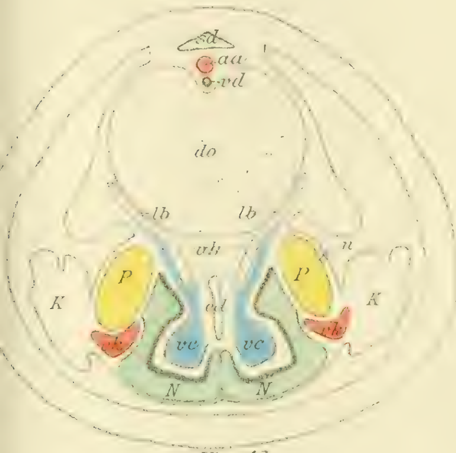


Fig. 16.

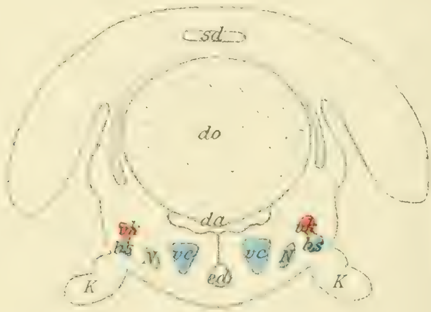


Fig. 5.



Fig. 9.



Fig. 12.

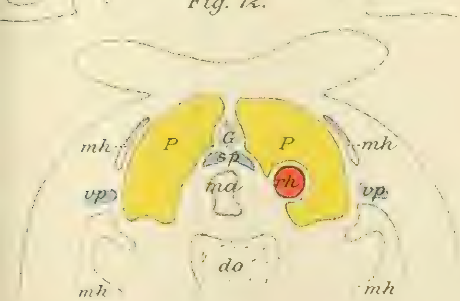


Fig. 14.

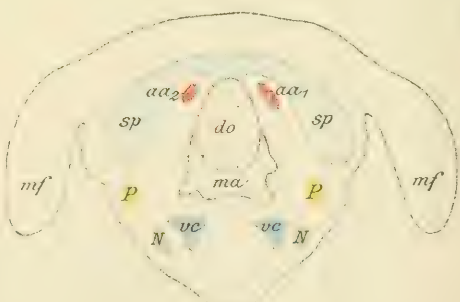
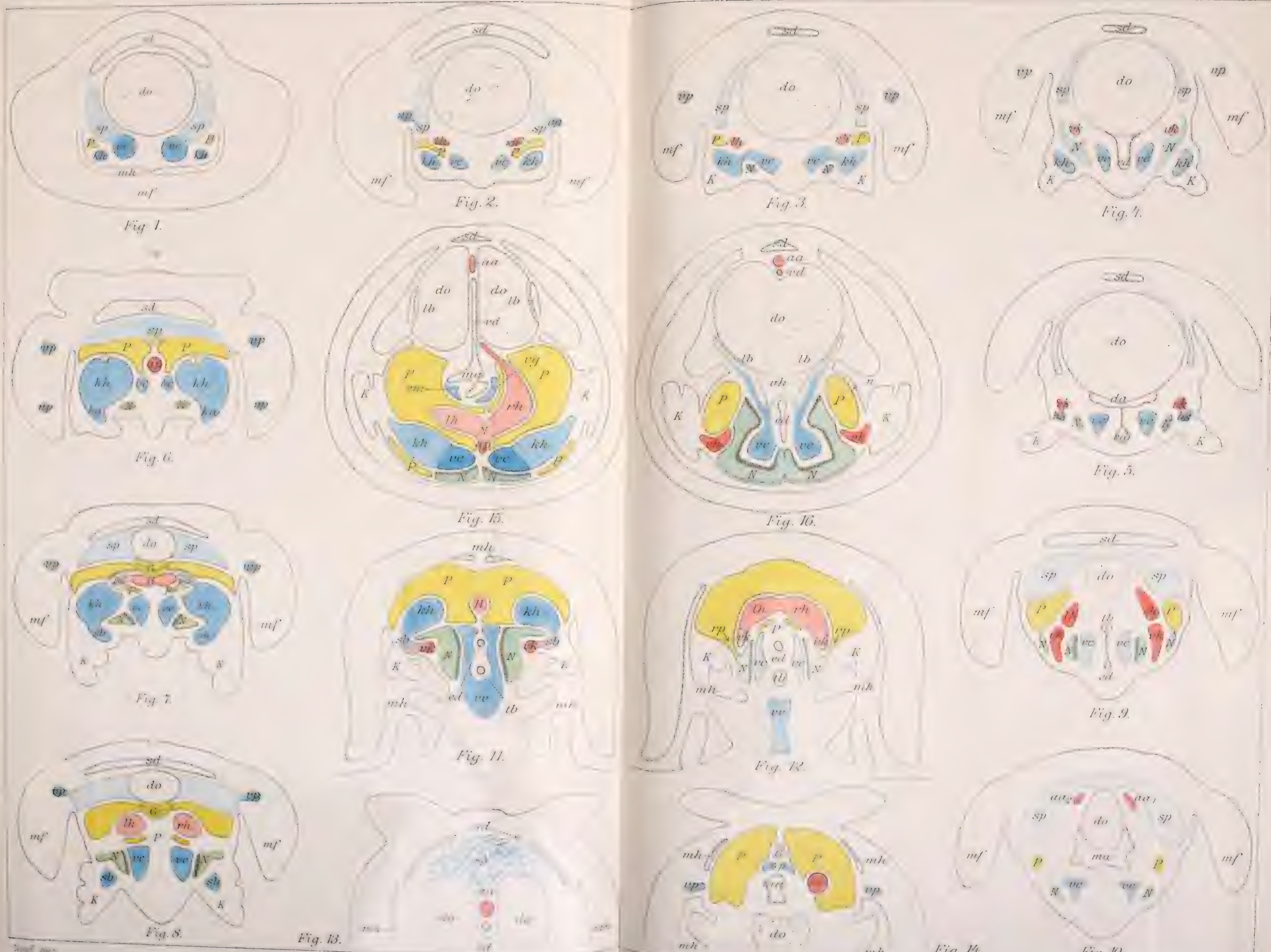


Fig. 10.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.

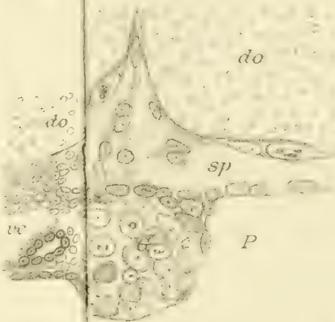
scher in Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena



Fig. 6.



Fi Fig. 10.

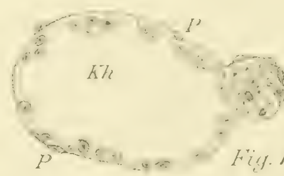


Fig. 11.

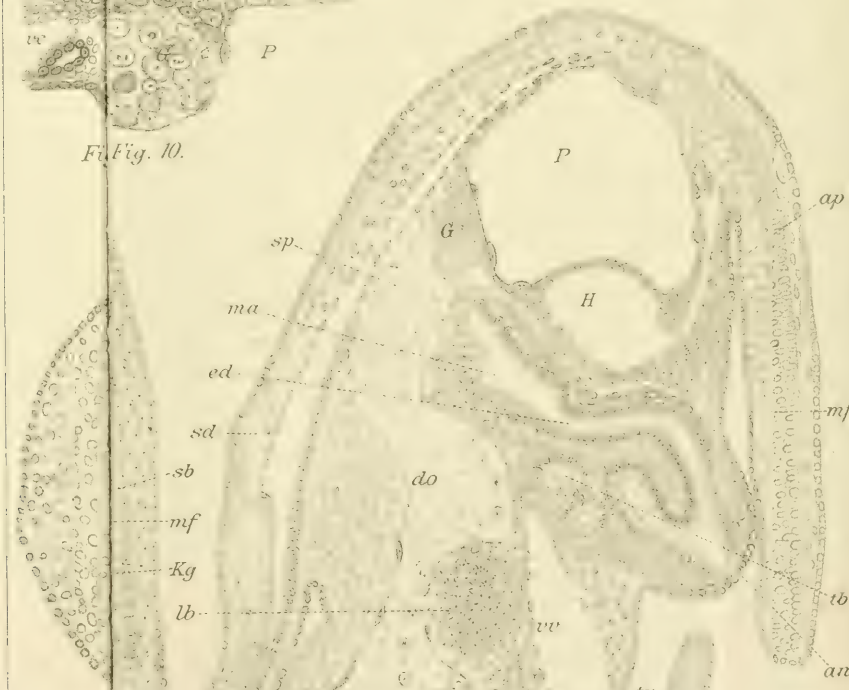


Fig. 8.

Fi

Naef gez.

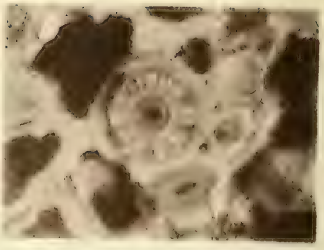
Lith. Anst v. K. Wesser, Jena.

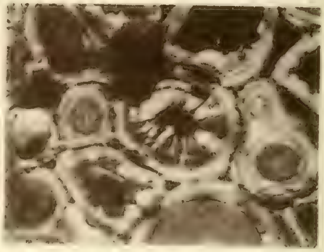


Verlag von Gustav Fischer in Jena.

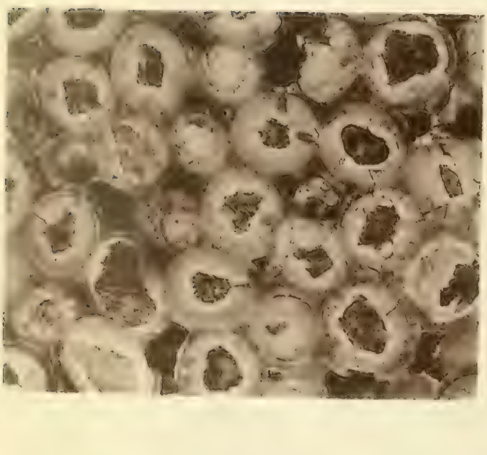


2





4



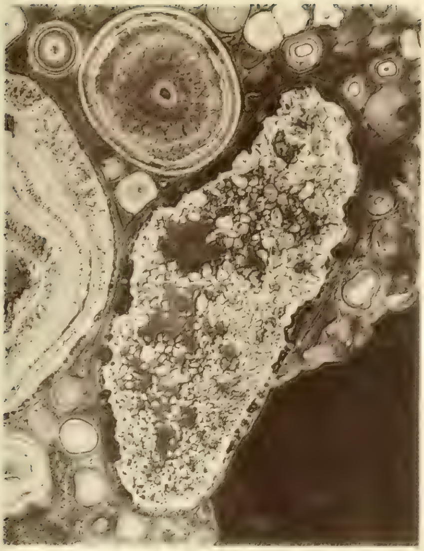
1



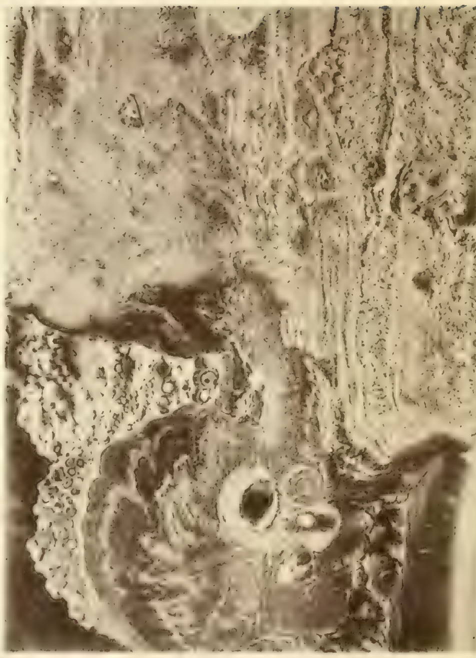
3

Linck.

Verlag von Gust



6



7

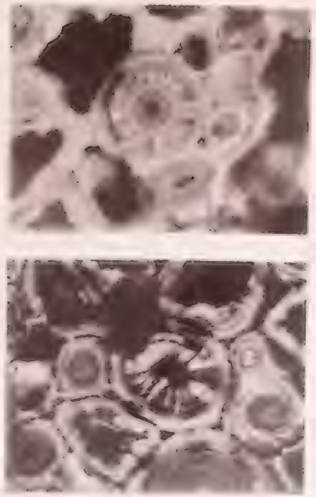
5



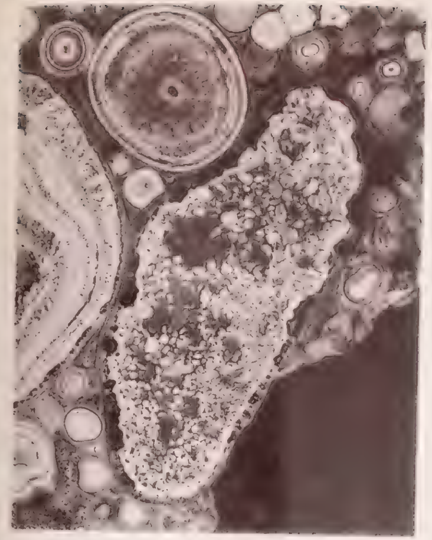
Fischer in Jena. Crayondruck von J. B. Obernetter, München



2



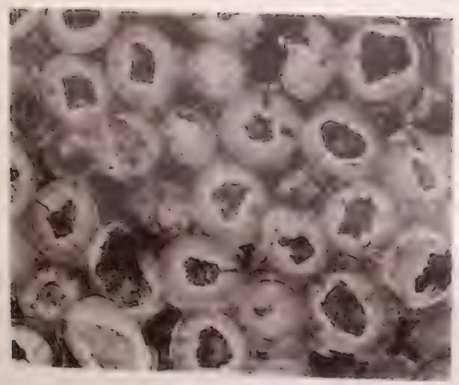
4



6



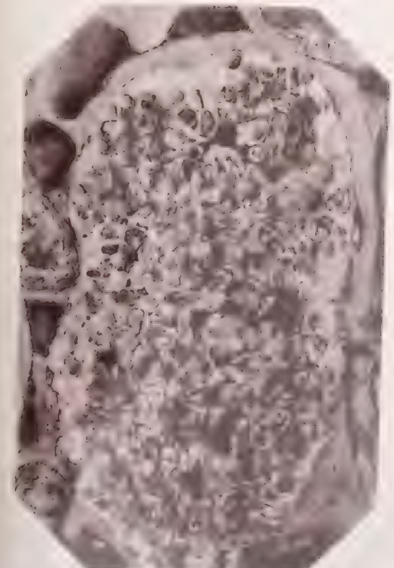
7



1



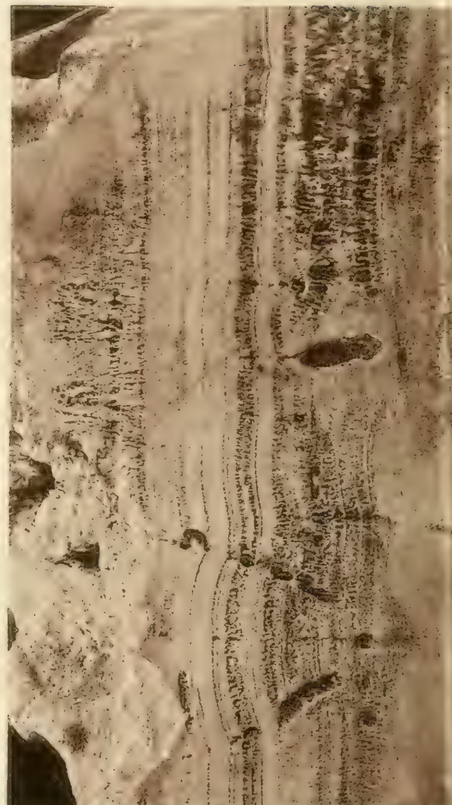
3

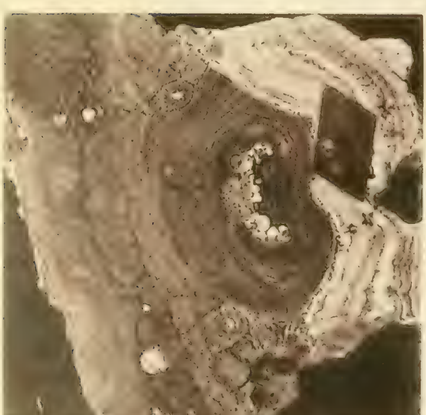


5



9





8

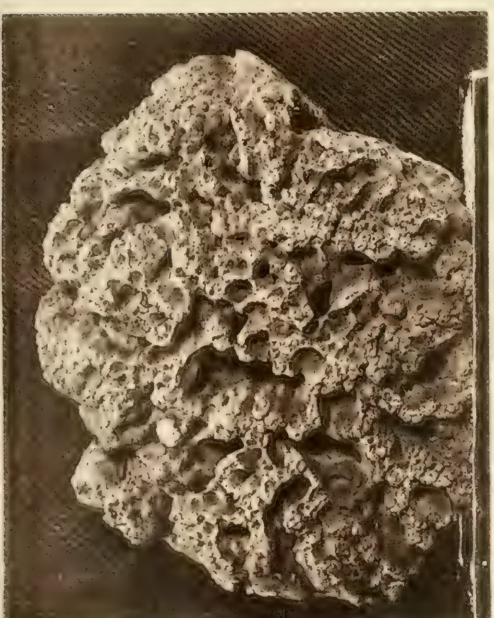
Verlag von Gus



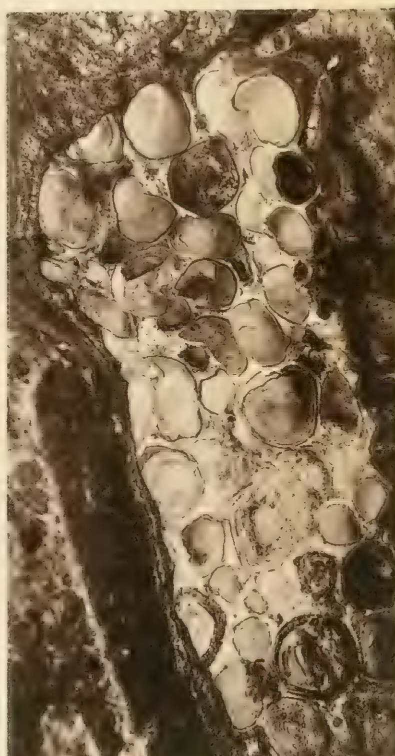
12



14



11



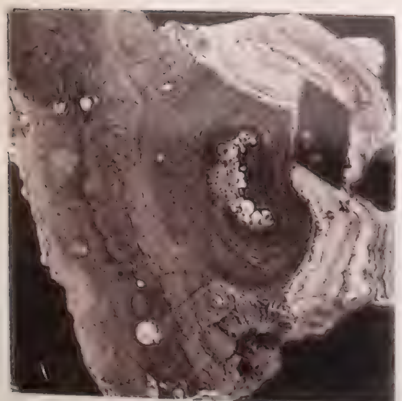
13

Fischer in Jena.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München



9



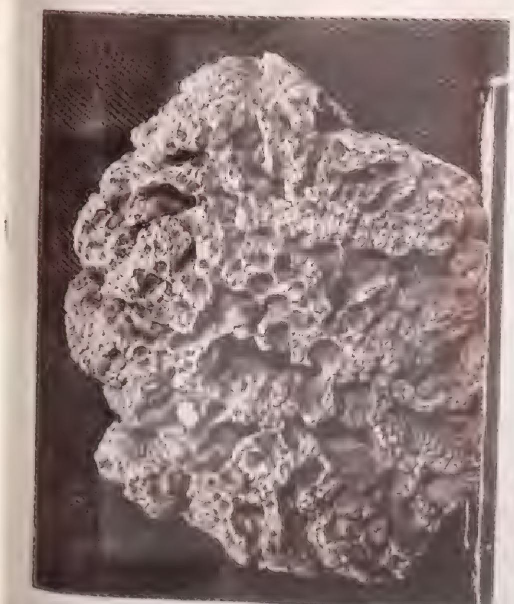
8



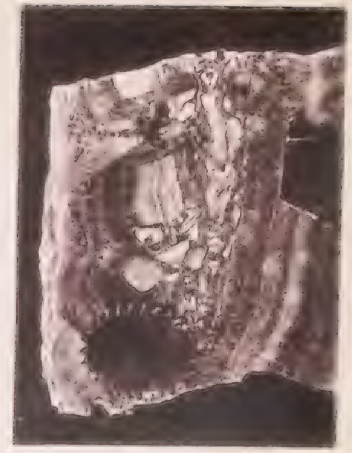
10



12



11



14

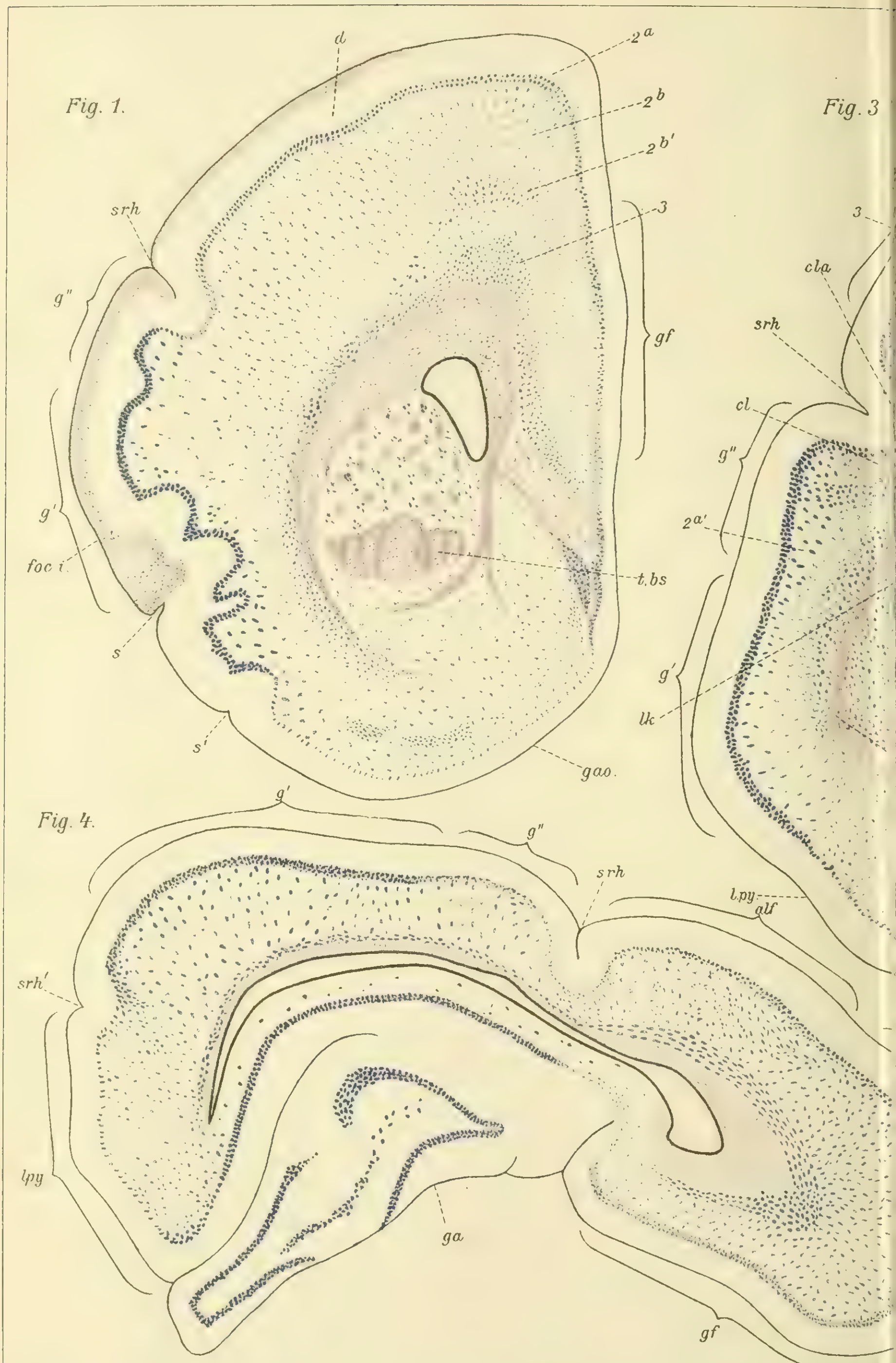


13

Linck.

Verlag von Gustav **Fischer** in ***Jena.***

Crayondruck von J. B. Obernetter, München



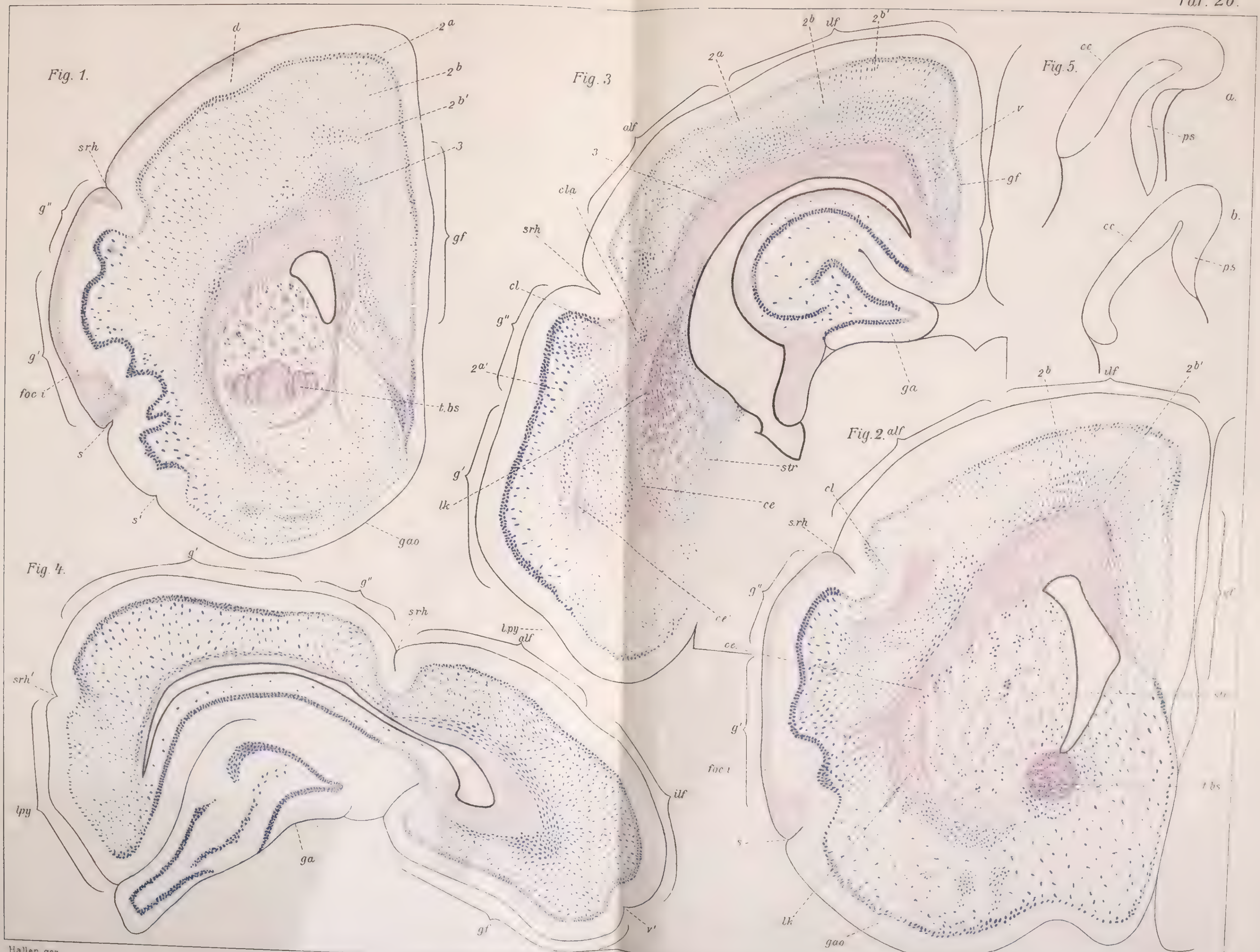
Haller gez.

Verlag von Gustav



ner in Jena.

Lith.Anst.v. Johannes Arndt, Jena.



Haller gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

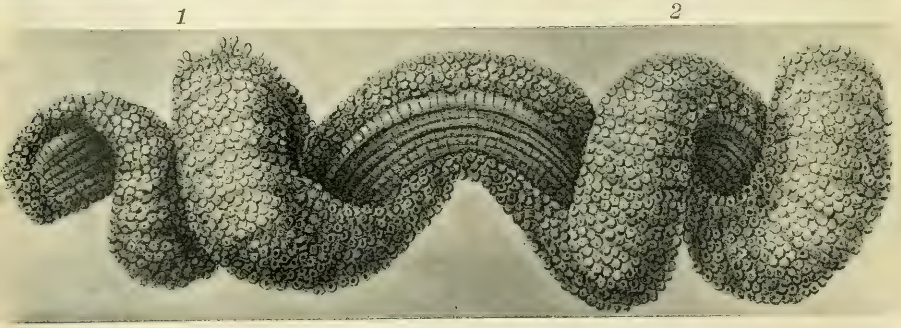
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



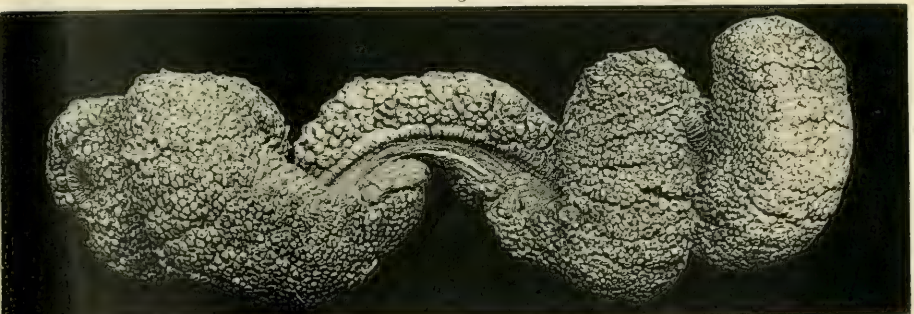
1



2



3



4

Pax. J. B. Obernetter, München, reprod.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

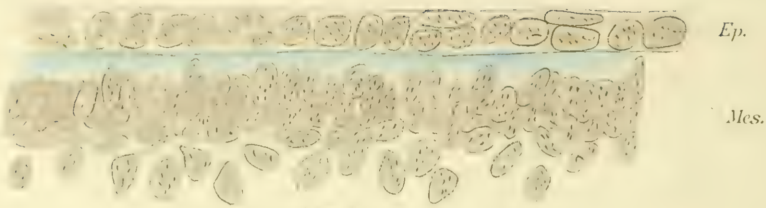


Fig. 1.

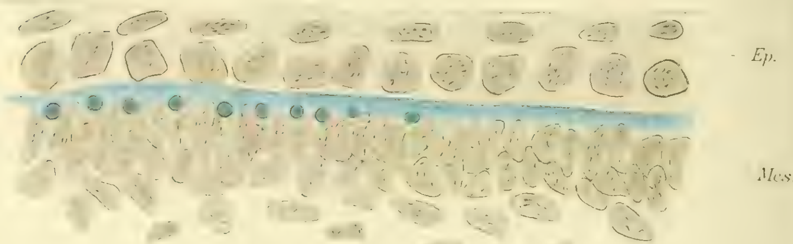


Fig. 2.

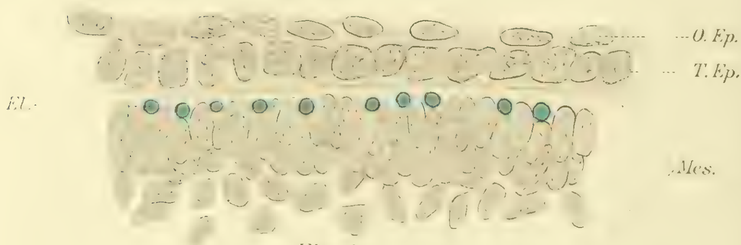


Fig. 3.

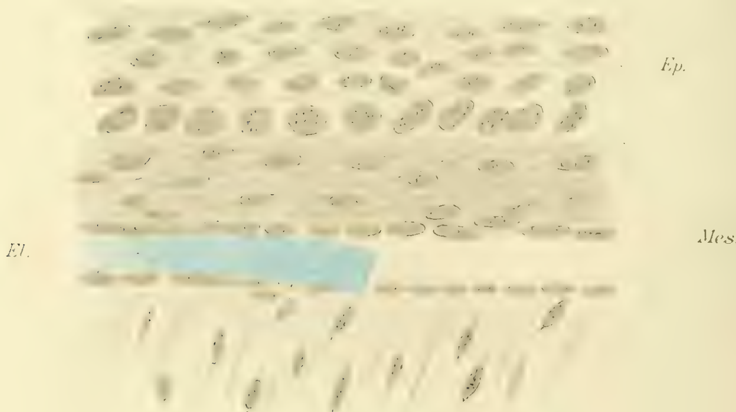


Fig. 6.

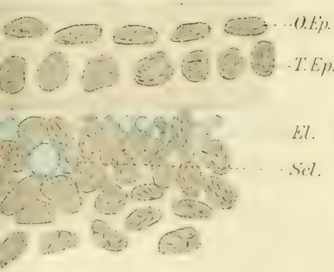


Fig. 4.

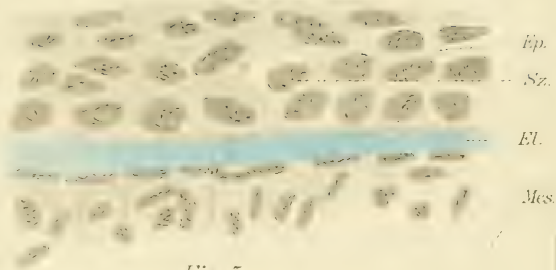


Fig. 5.

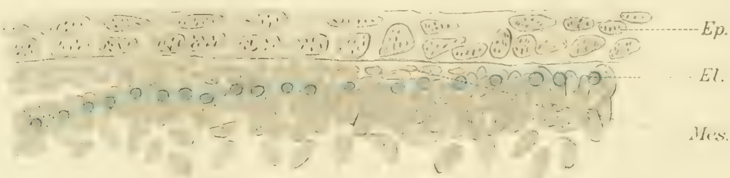


Fig. 7.

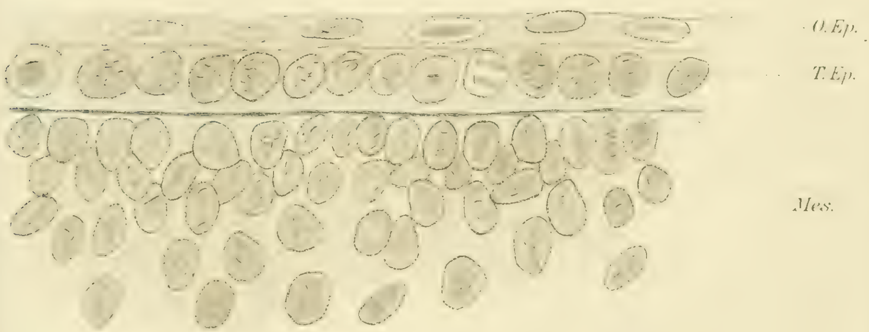


Fig. 8.

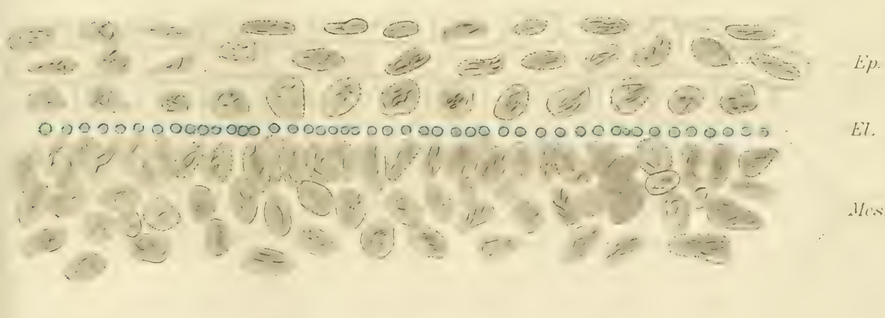


Fig. 9.

her in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.

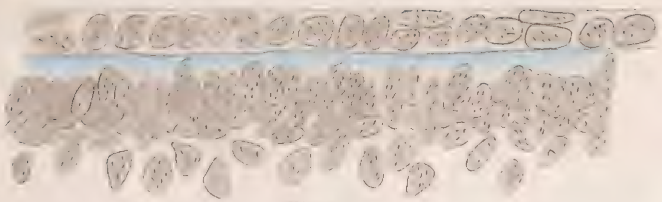


Fig. 1.

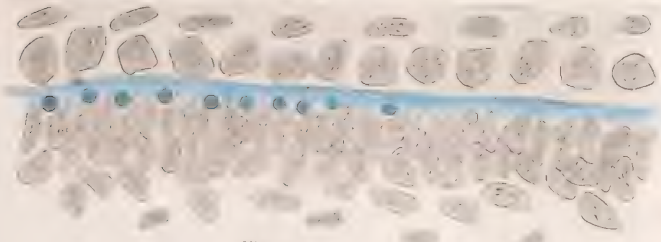


Fig. 2.

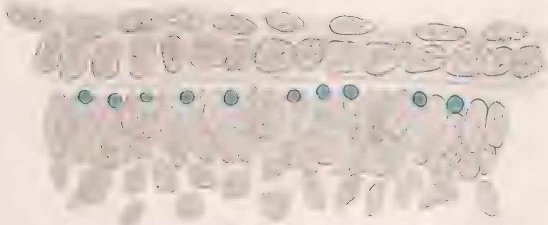


Fig. 3.



Fig. 6.

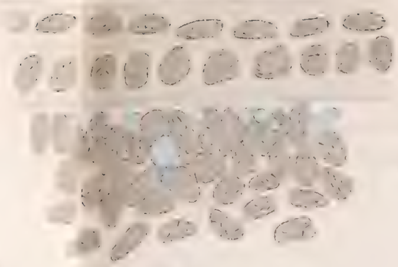


Fig. 4.

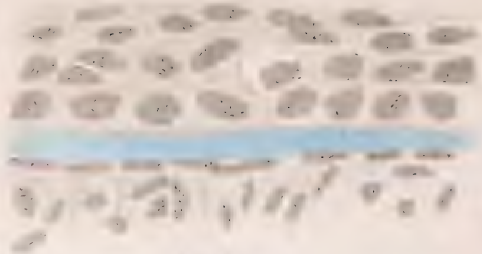


Fig. 5.

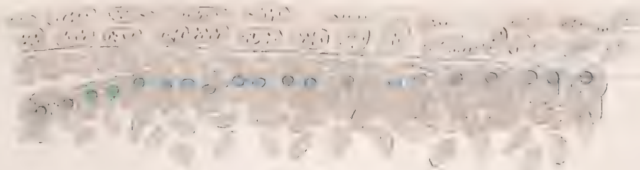


Fig. 7.

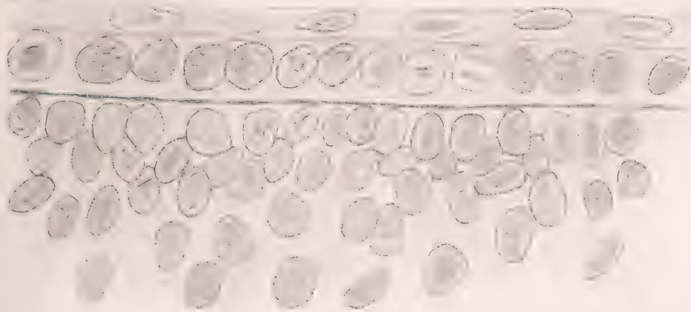


Fig. 8.

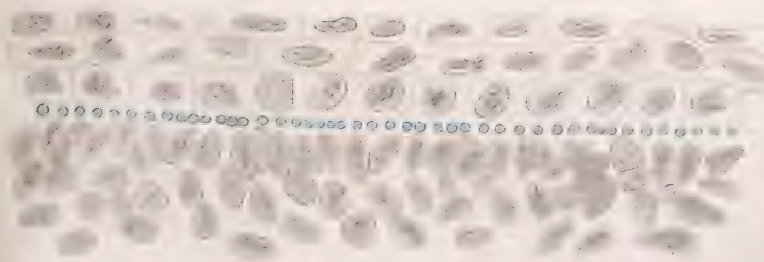


Fig. 9.

Gustav Fischer

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

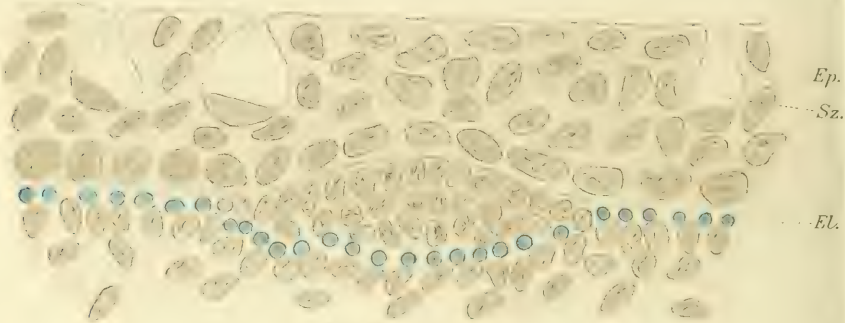


Fig. 10.

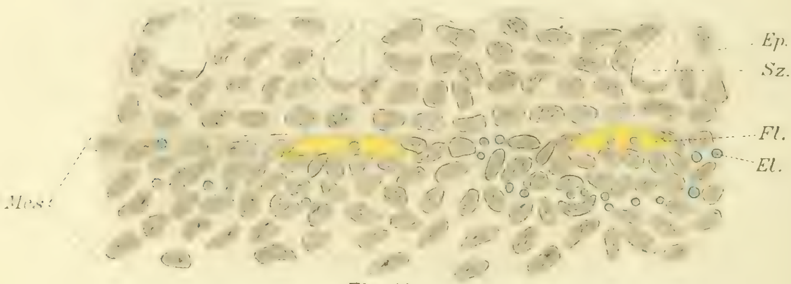


Fig. 12.

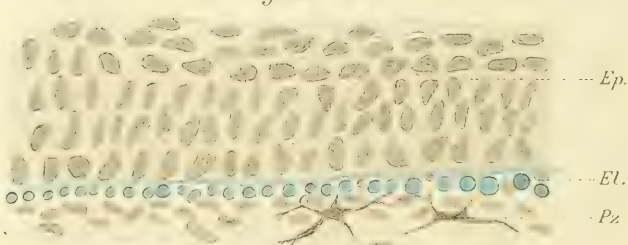


Fig. 14.

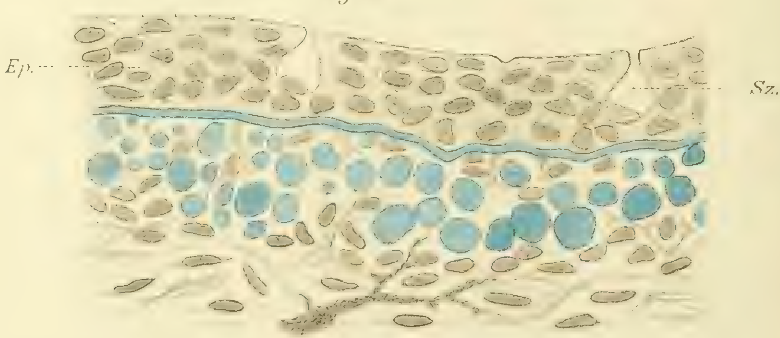


Fig. 15.

Brohl gez.

Verlag von Gust

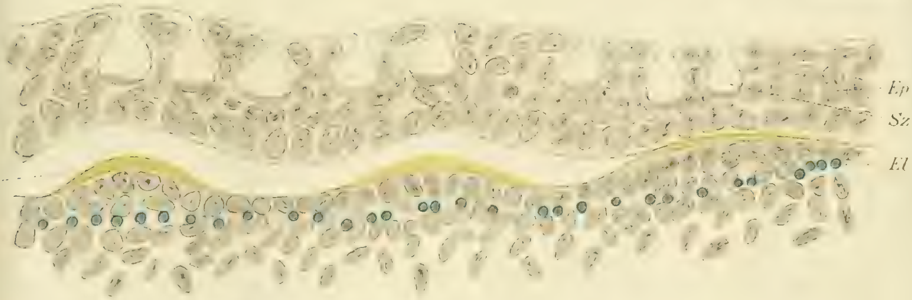


Fig. 11.

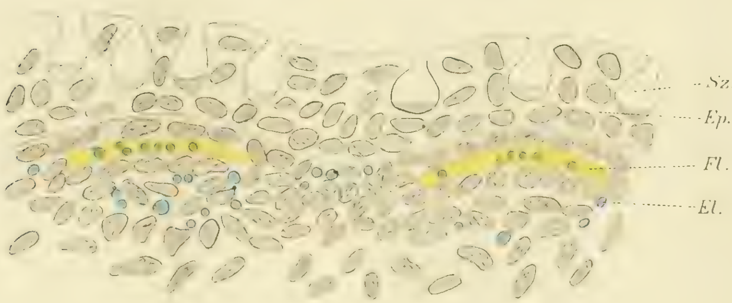


Fig. 13.

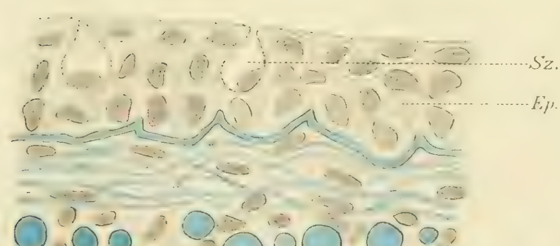


Fig. 16.

cher in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.

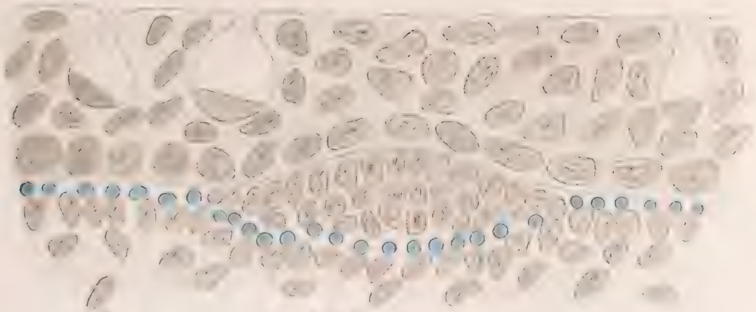


Fig. 10.

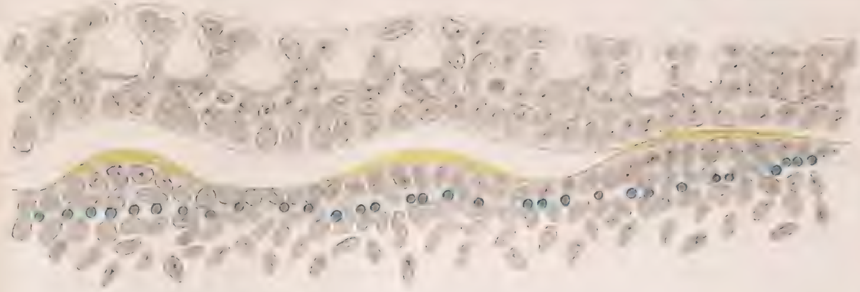


Fig. 11.

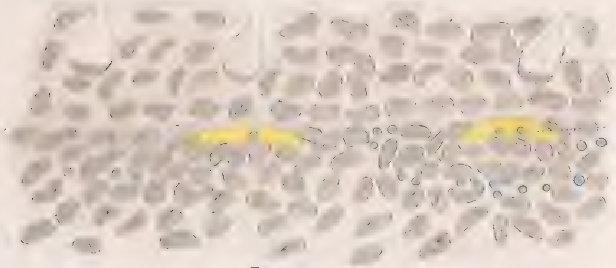


Fig. 12.

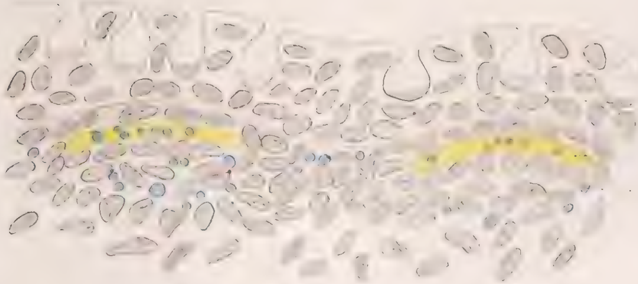


Fig. 13.



Fig. 14.

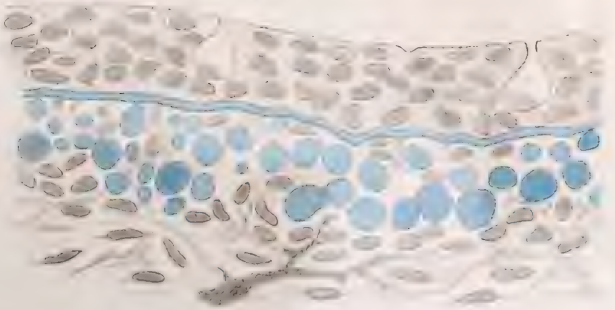


Fig. 15.

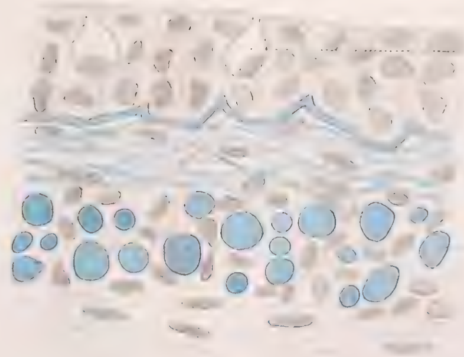


Fig. 16.

Verlag von Gustav Fischer

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Alexandrowicz.

P. Weise, Lith., Jena.



Alexandrowicz.

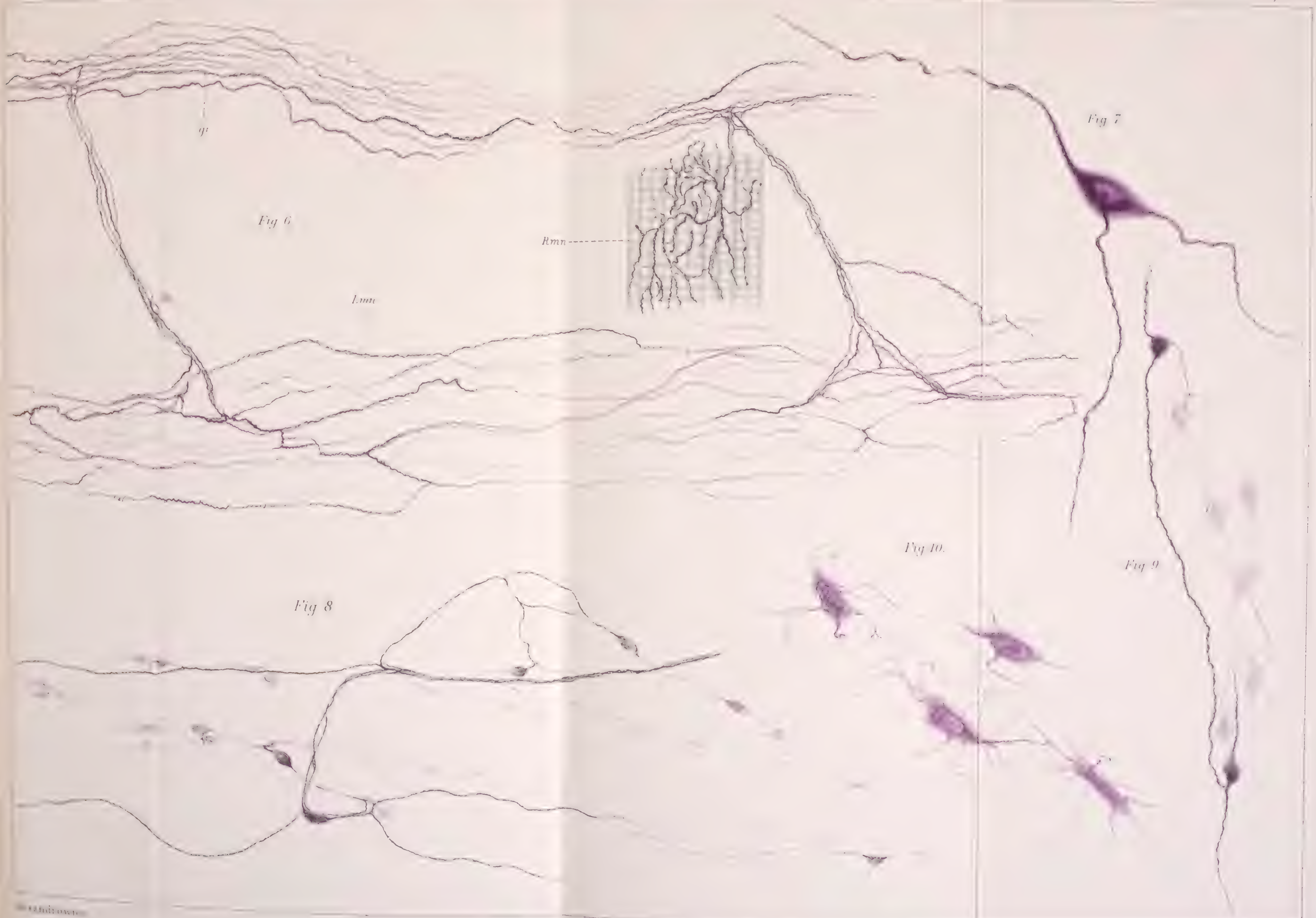
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

P. Weise, Lith., Jena.



Alexandrowicz.

P. Weise, Lith., Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.
P. Weise, Lith., Jena.

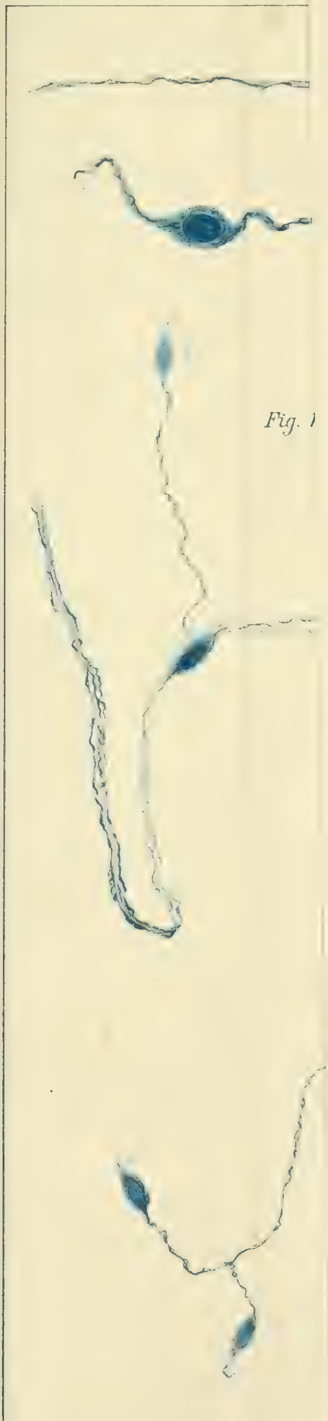


Fig. 1

Alexandrowicz.



Alexandrowicz.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

P. Weise, Lith., Jena

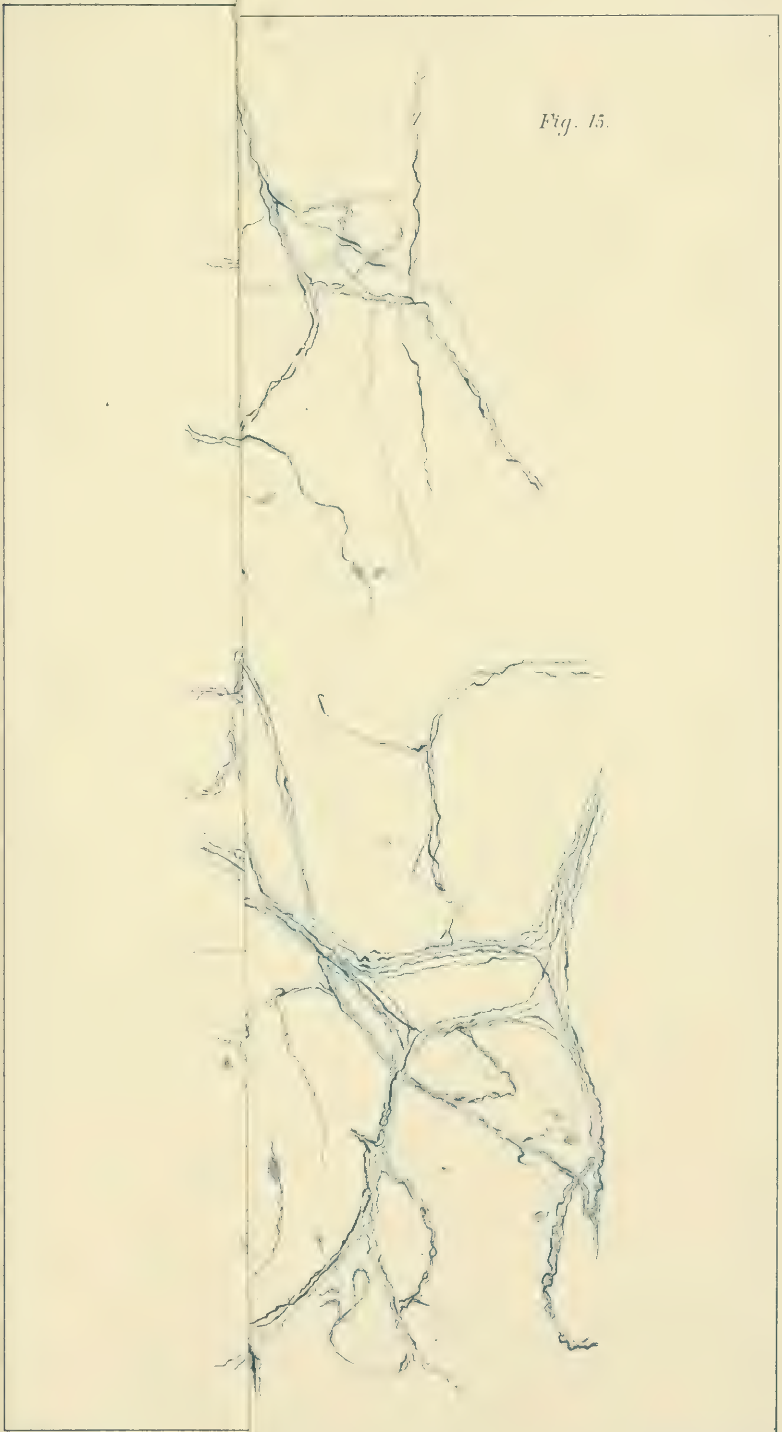


Fig. 15.

Alexandrowicz.

P. Weise, Lith., Jena.

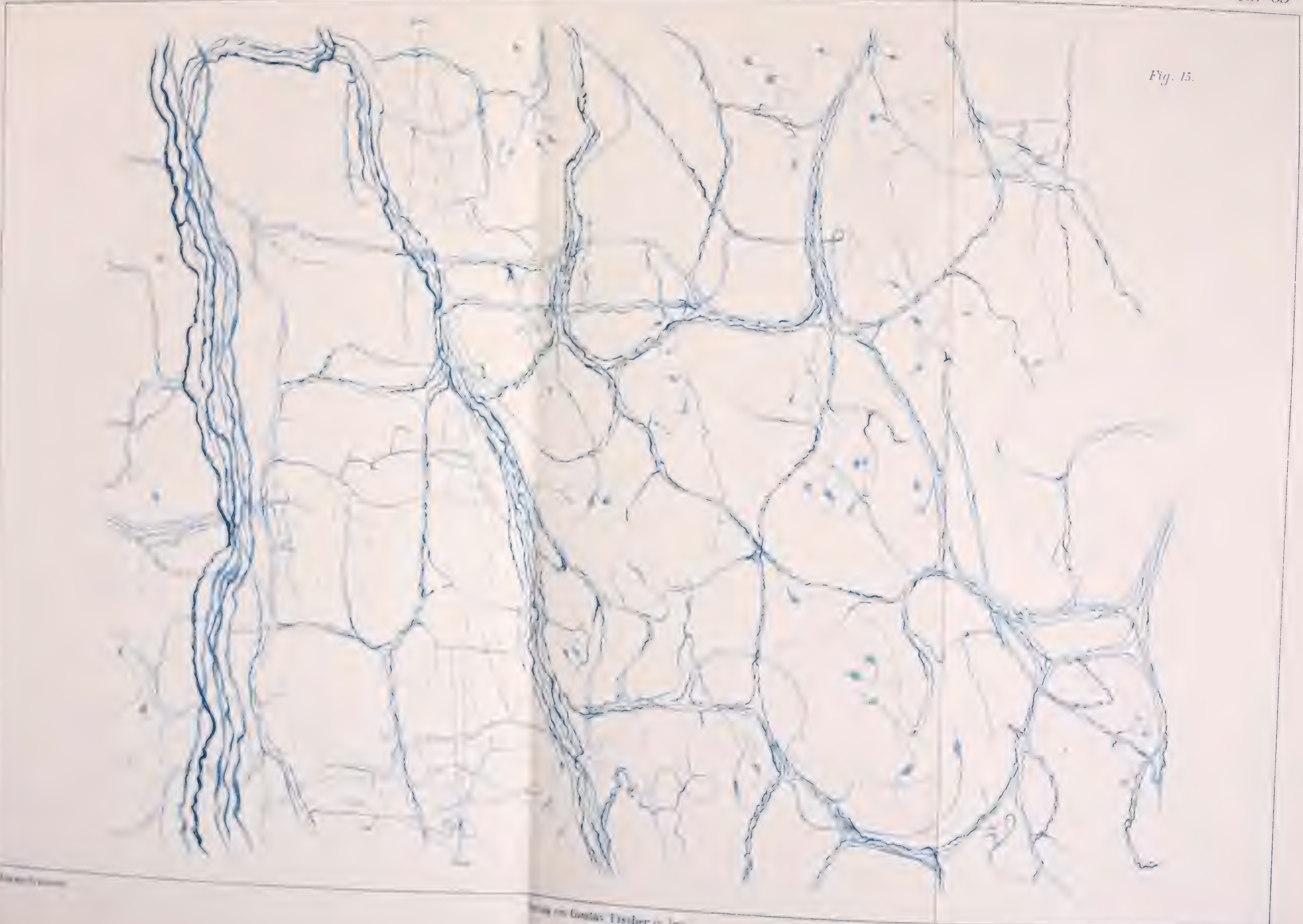


Fig. 15.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
P. Weise, Lith., Jena.

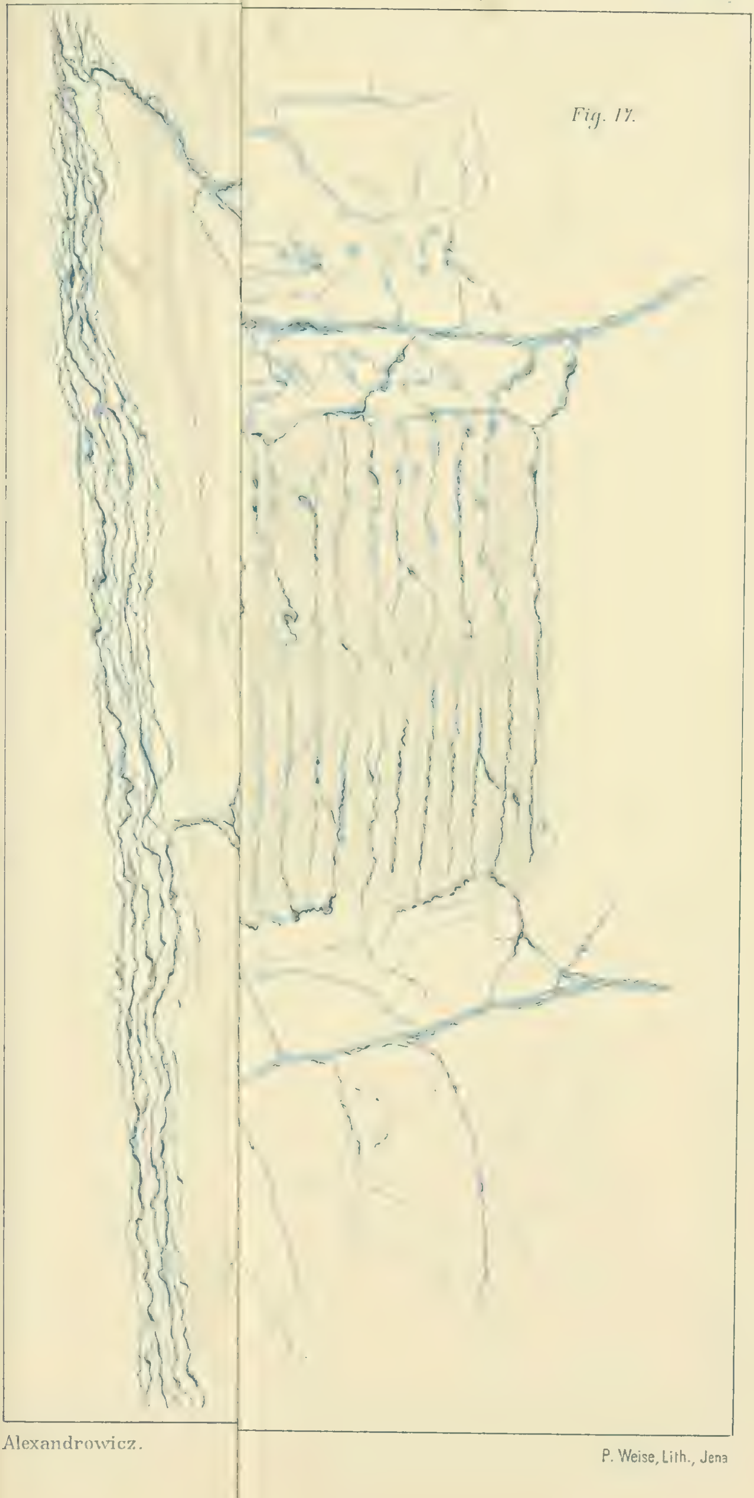


Fig. 17.

Alexandrowicz.

P. Weise, Lith., Jena



Fig 16.

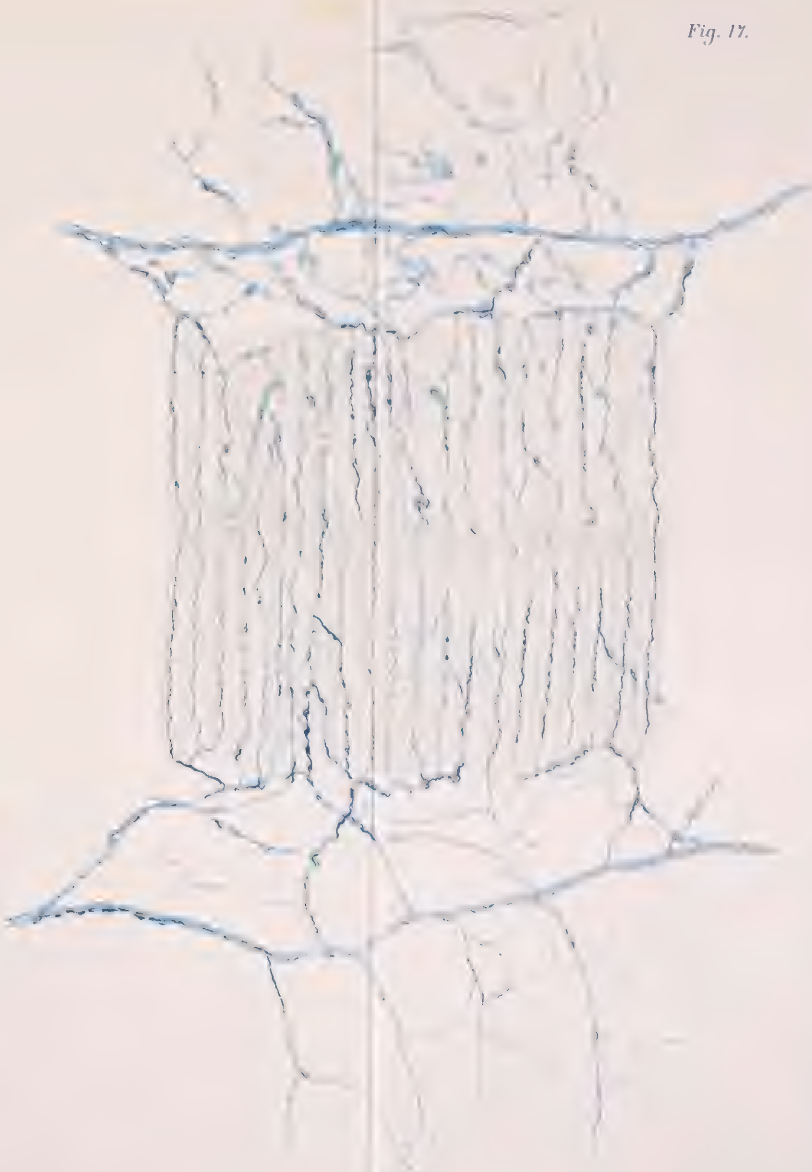


Fig. 17.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
P. Weise, Lith., Jena

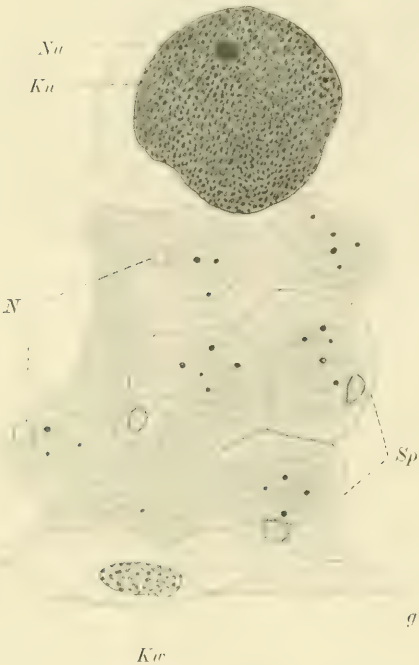


Fig. 1.

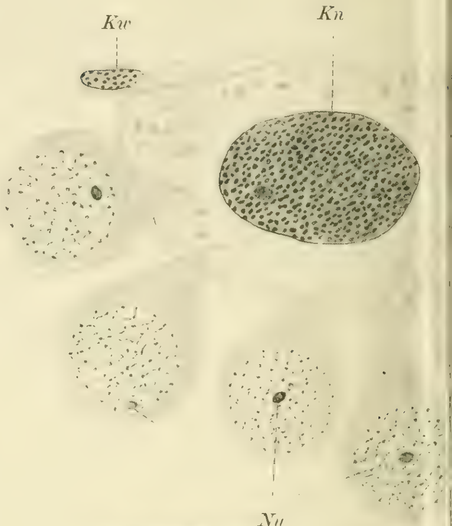


Fig. 2.



Fig. 11.



Fig. 9.



Fig. 12.

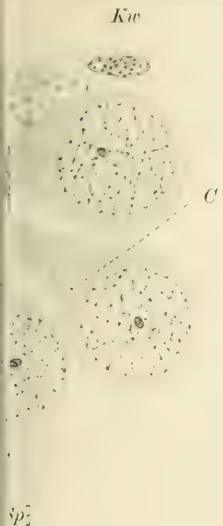


Fig. 10.



Fig. 13.





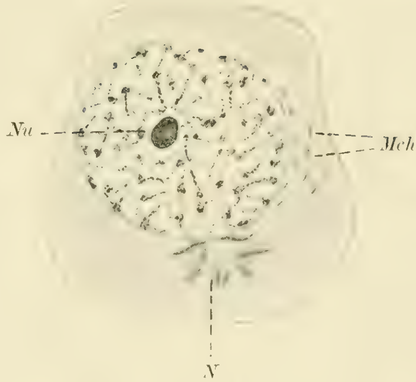


Fig. 3.



Fig. 5.



Fig. 6.

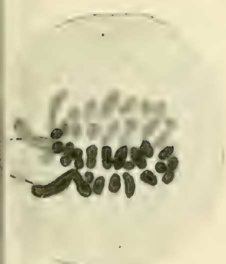


Fig. 14.

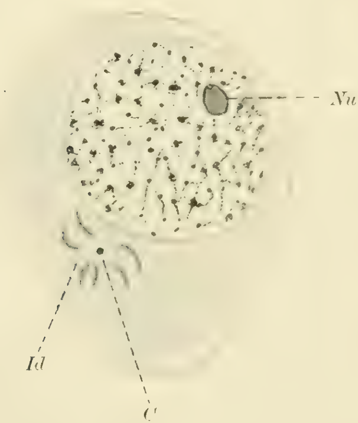


Fig. 4.

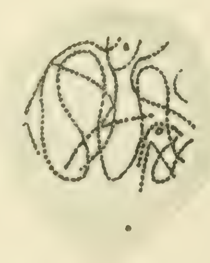


Fig. 7.

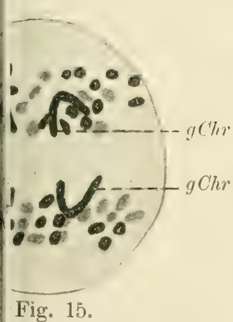


Fig. 15.

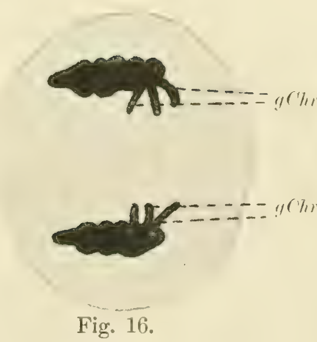


Fig. 16.



Fig. 8.

·her in Jena.

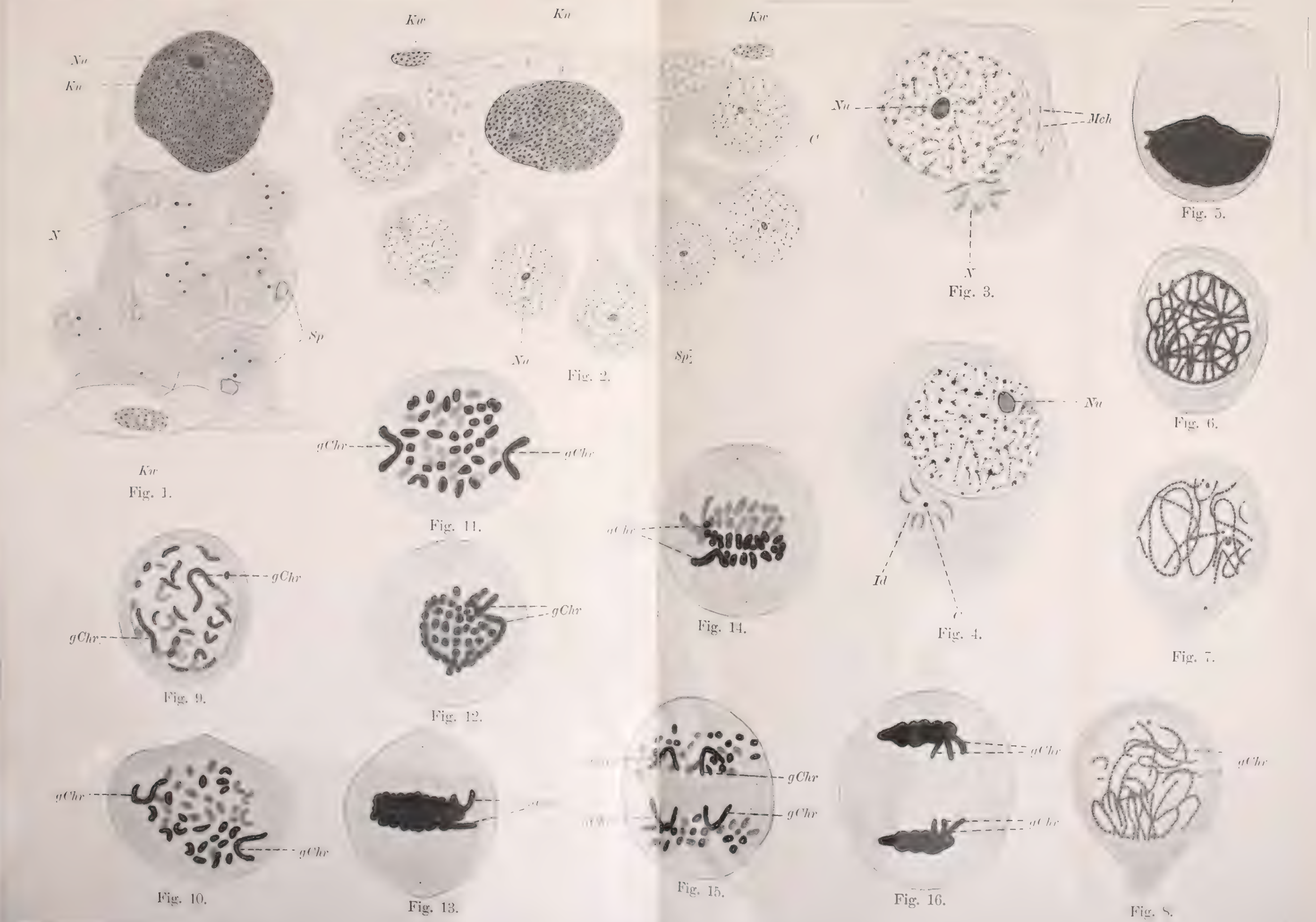


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15. Fig. 16.

Kleinert del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

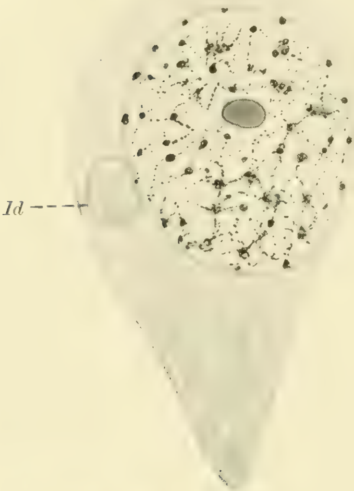


Fig. 17.

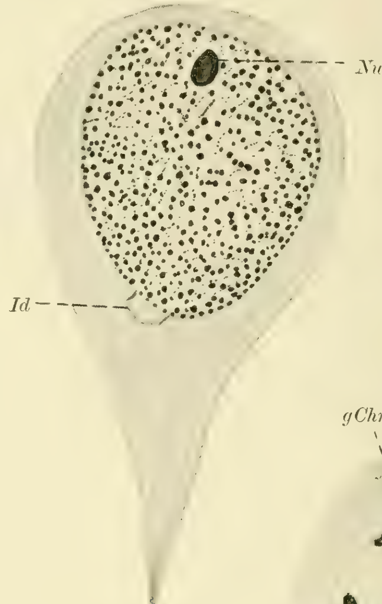
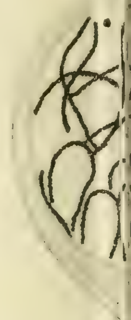


Fig. 19.



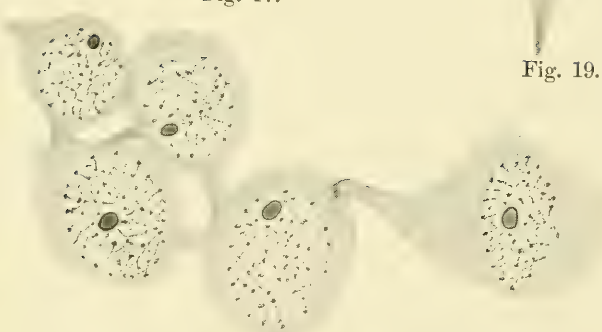


Fig. 18.

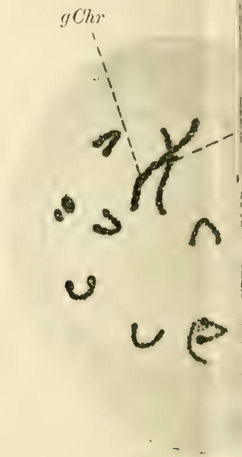


Fig. 23.

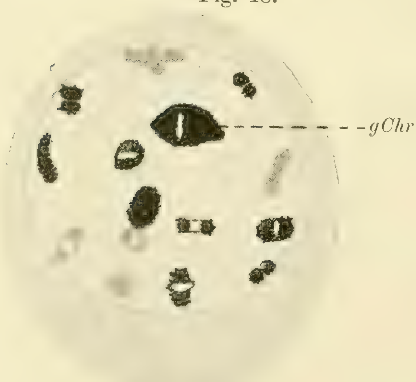


Fig. 26.

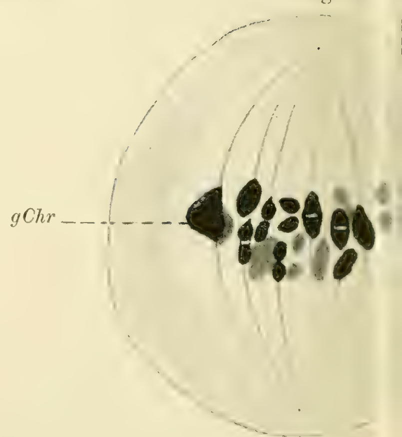
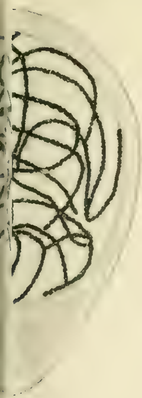


Fig. 27.



20.

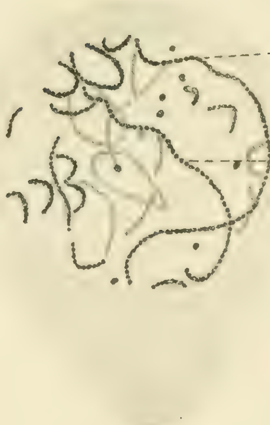


Fig. 21.

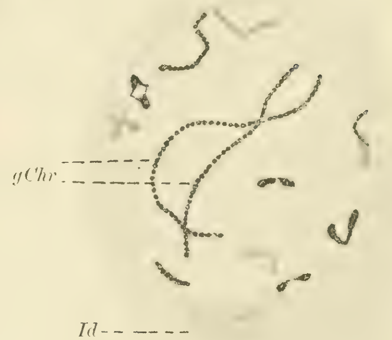


Fig. 22.





Fig. 24.

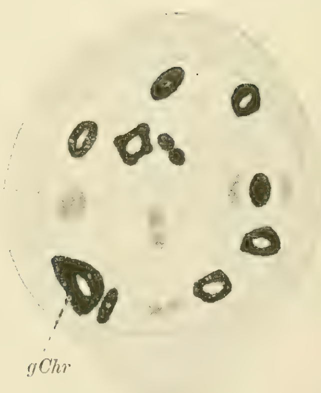


Fig. 25.

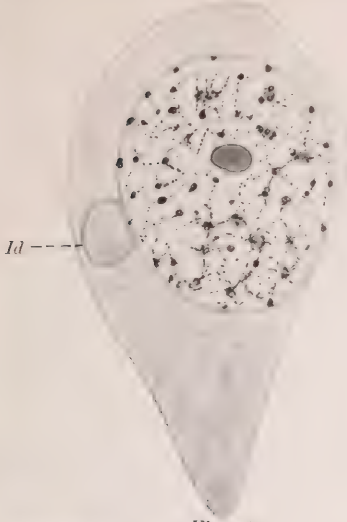


Fig. 17.

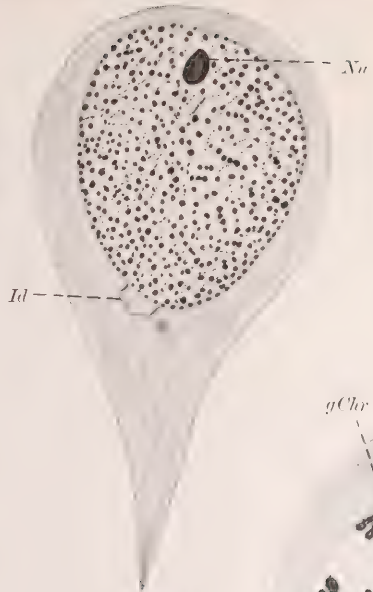


Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.

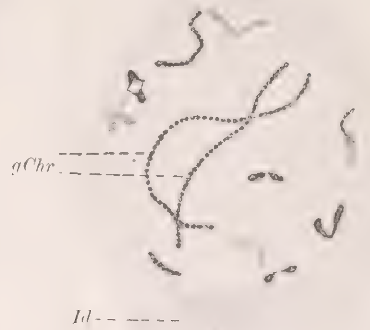


Fig. 22.

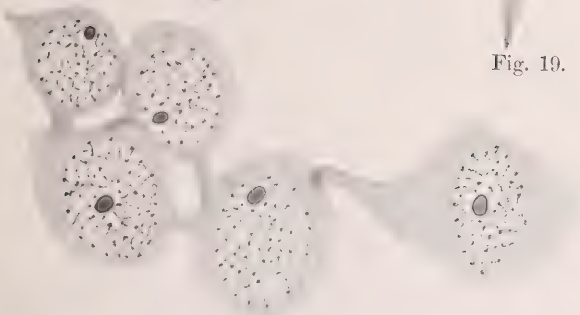


Fig. 18.

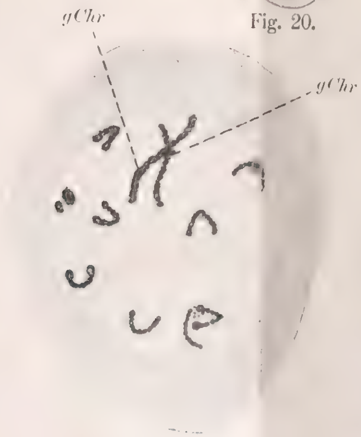


Fig. 23.

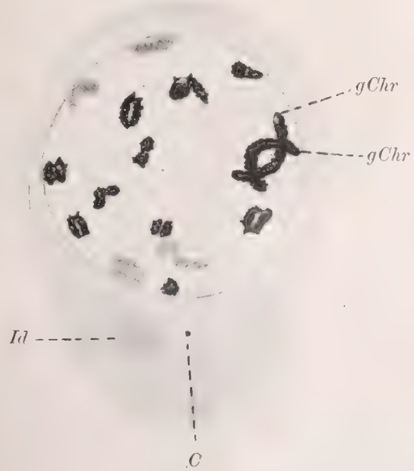


Fig. 24.

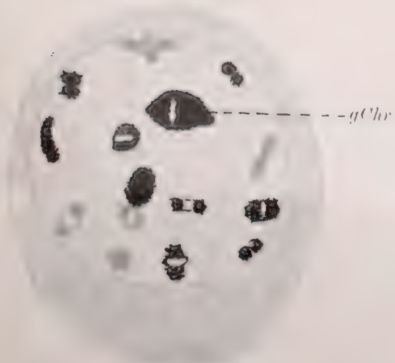


Fig. 26.

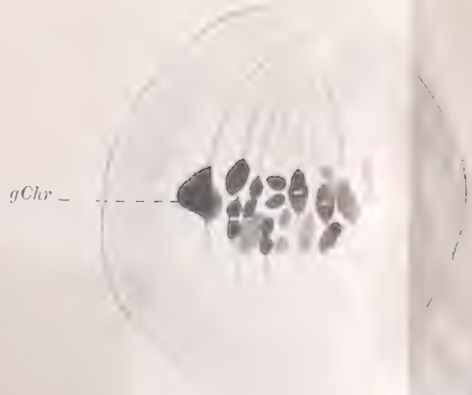


Fig. 27.



Fig. 25.

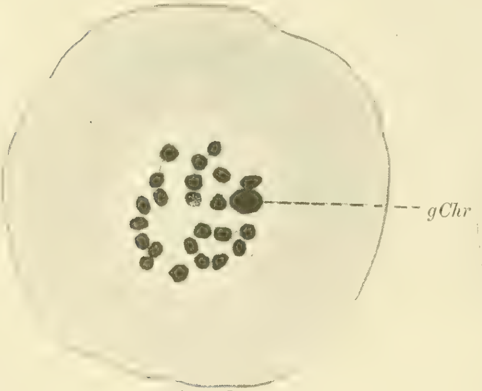


Fig. 28.

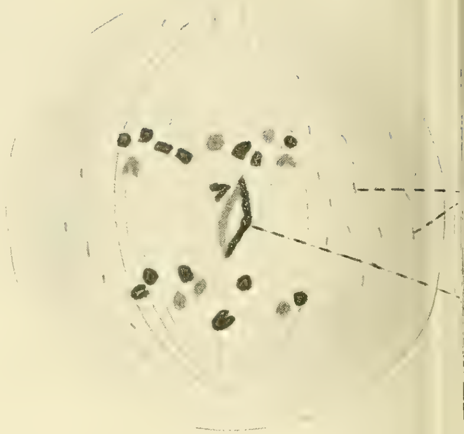


Fig. 30.

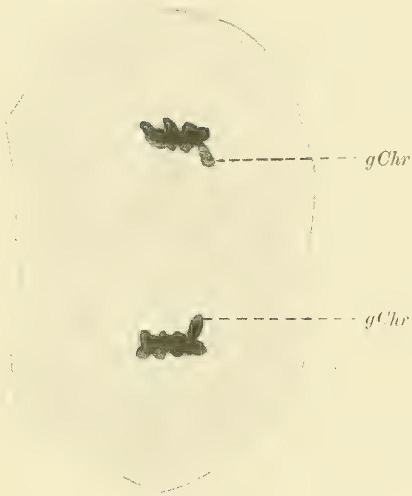


Fig. 36.

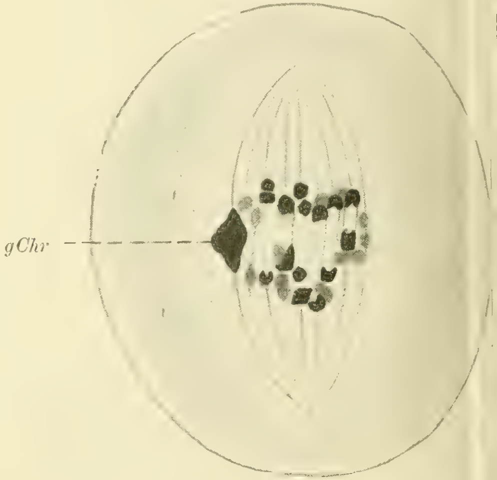


Fig. 29.



Fig. 37.

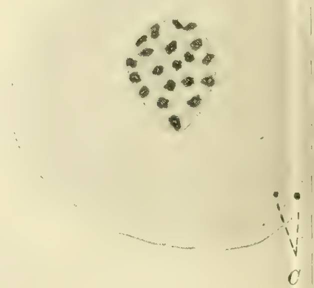


Fig. 38.

Kleinert del.

Verlag von Gust

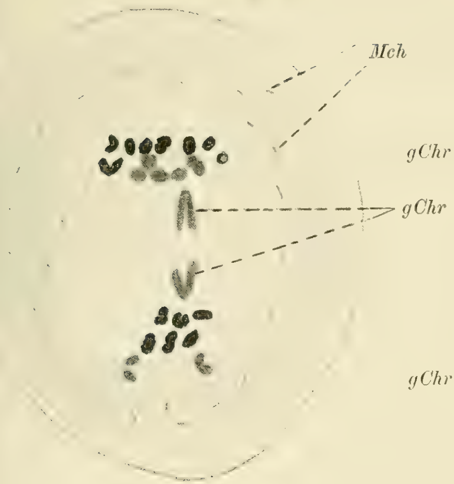


Fig. 31.

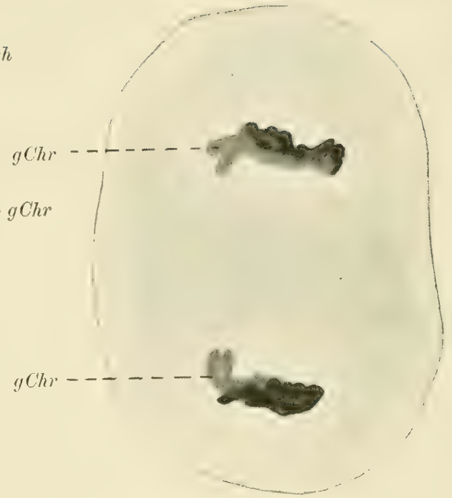


Fig. 32.

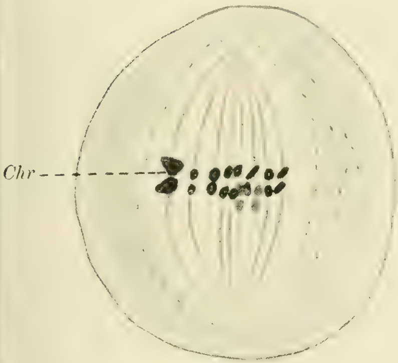


Fig. 34.

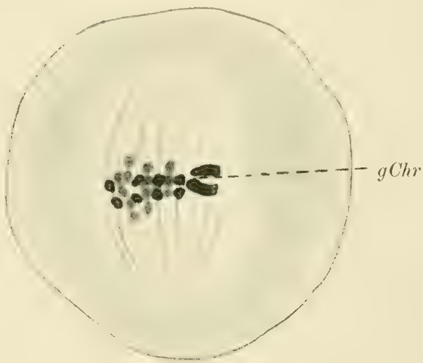


Fig. 33.



Fig. 39.



Fig. 35.

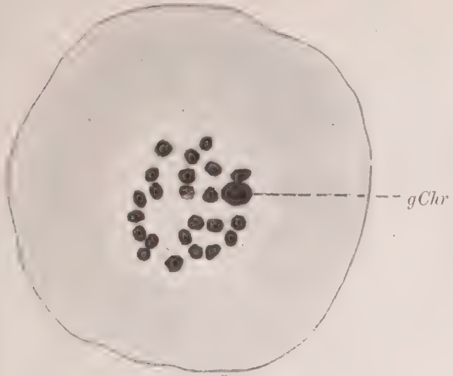


Fig. 28.

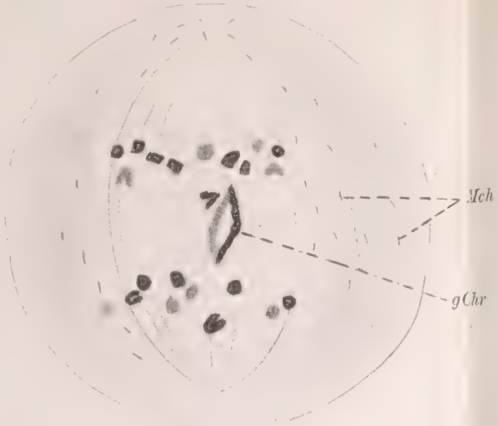


Fig. 30.

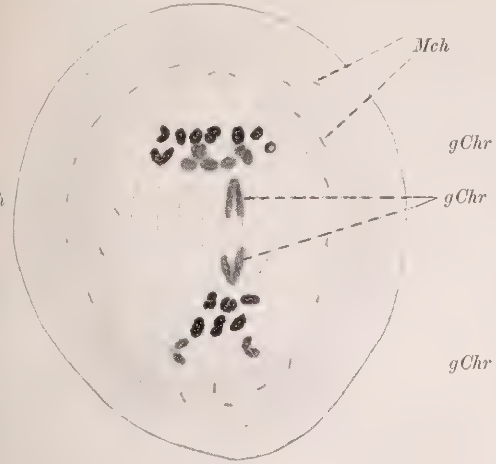


Fig. 31.

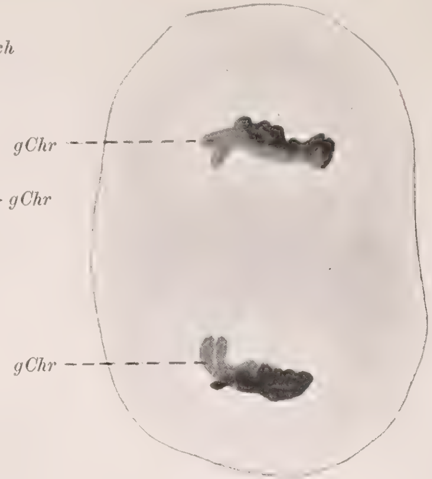


Fig. 32.

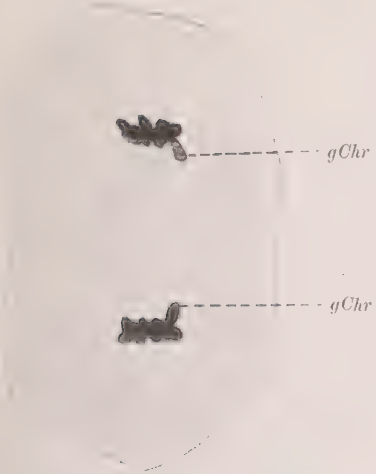


Fig. 36.

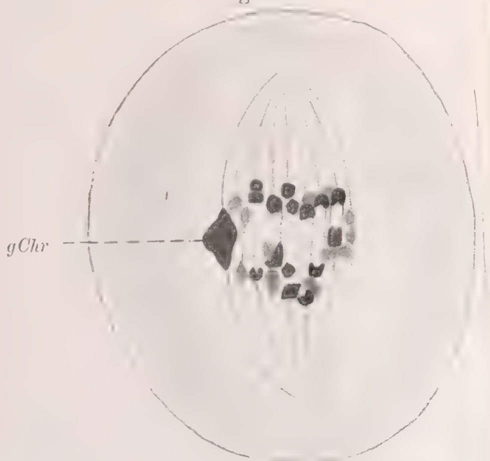


Fig. 29.

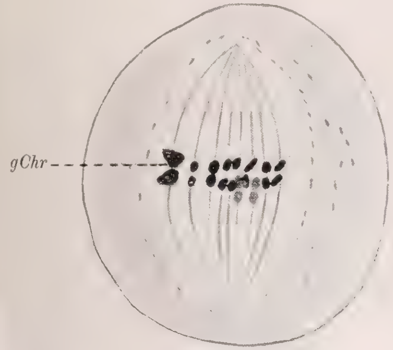


Fig. 34.

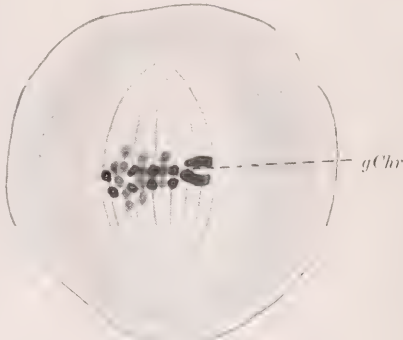


Fig. 33.



Fig. 37.



Fig. 38.



Fig. 39.



Fig. 35.

Kleinert del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

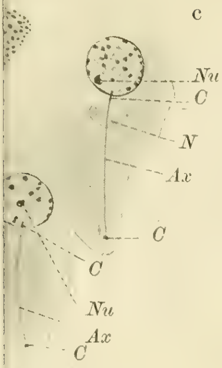


Fig. 42.

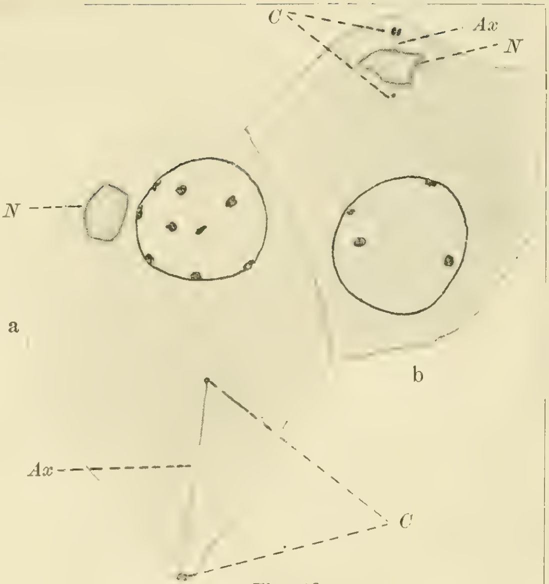


Fig. 40.

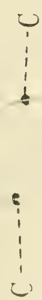


Fig. 44.

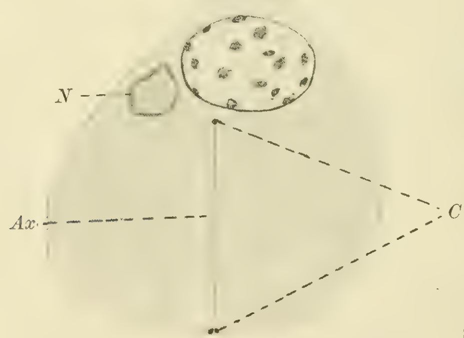


Fig. 41.

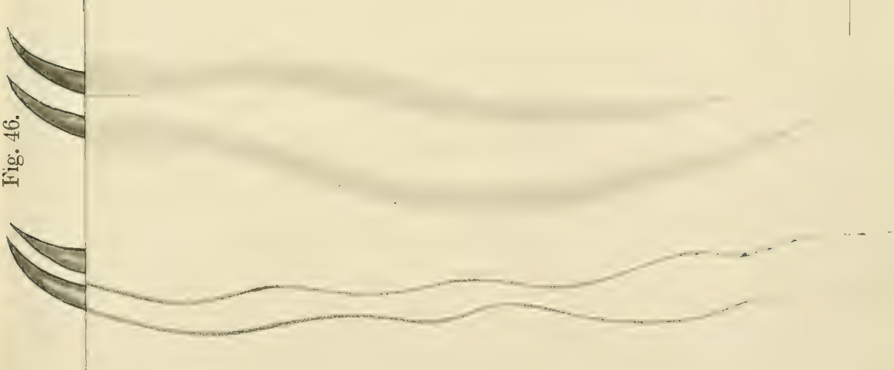
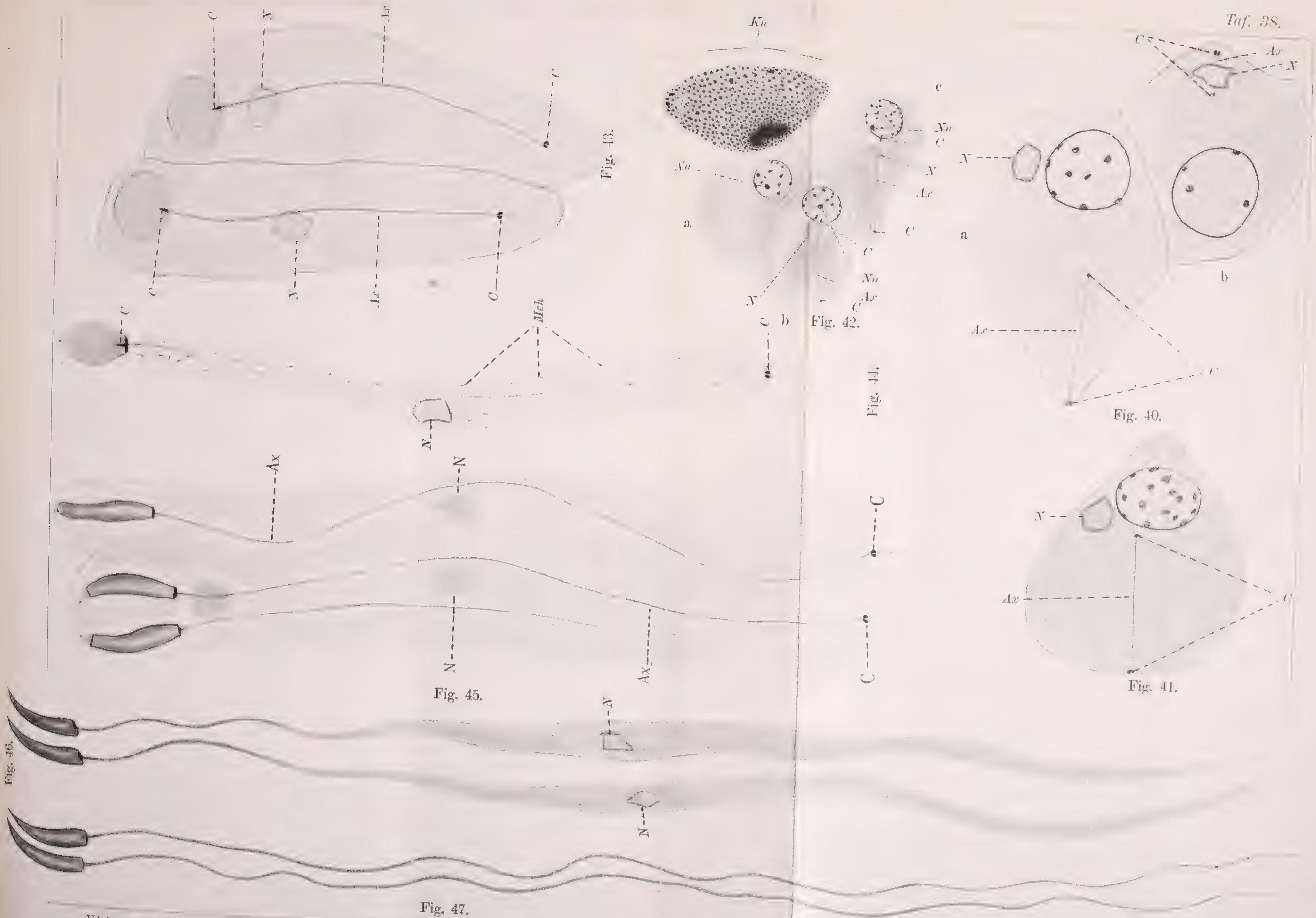


Fig. 46.



Kleinert del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



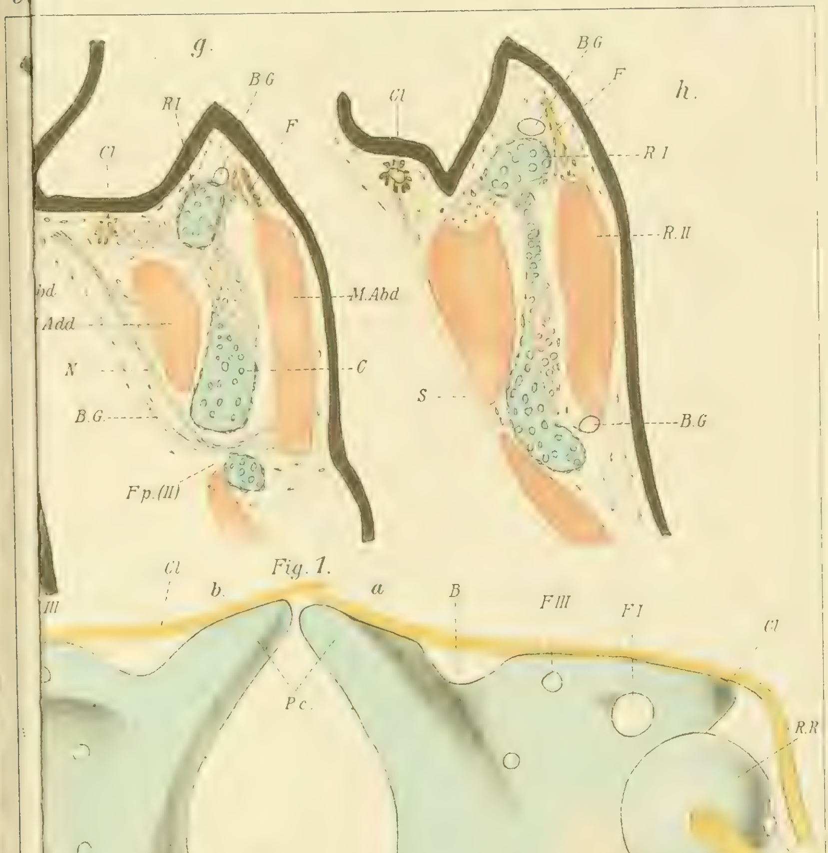
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



K. Vogel gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Lith Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Fig. 1.

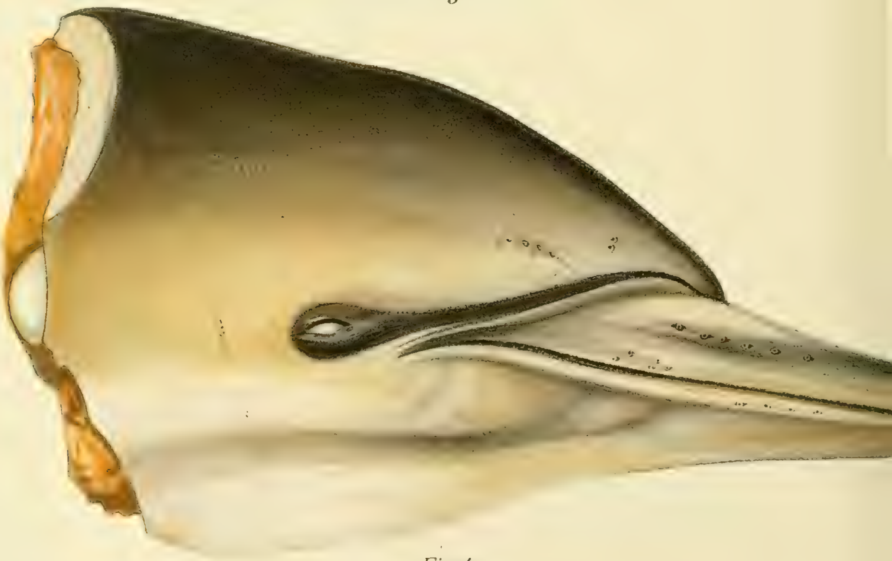


Fig. 4.

E. Loeschmann gez.

Verlag von Gu



Fig. 2.



Fig. 3.

scher in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.



Fig. 1.

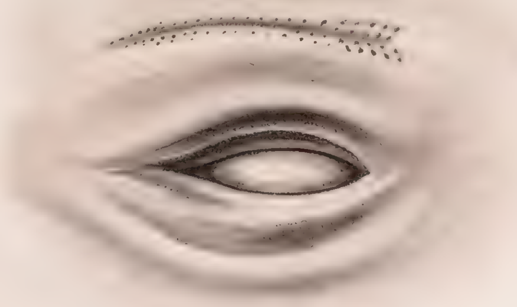


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

E. Loeschmann gez.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena

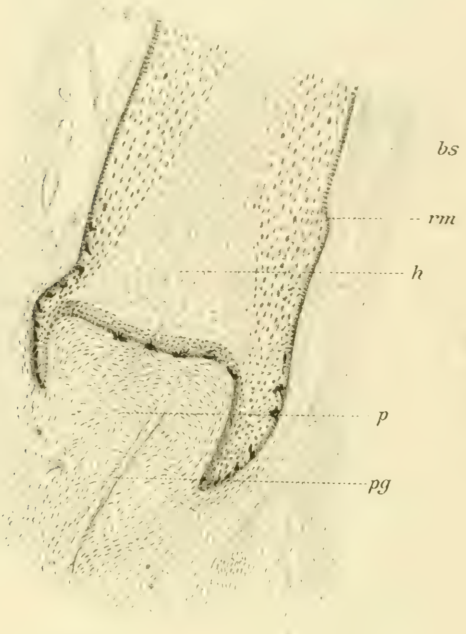


Fig. 8.

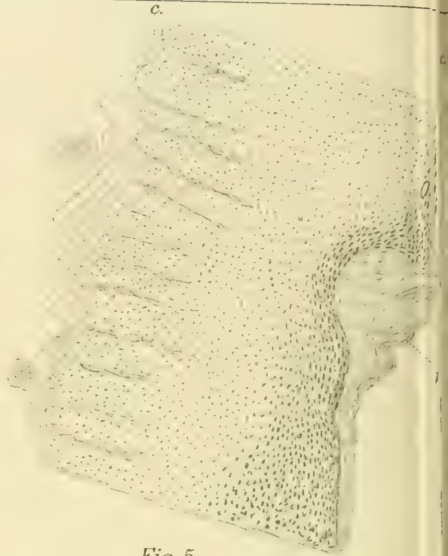


Fig. 5.

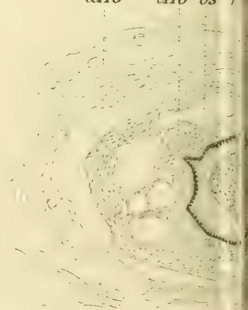


Fig.

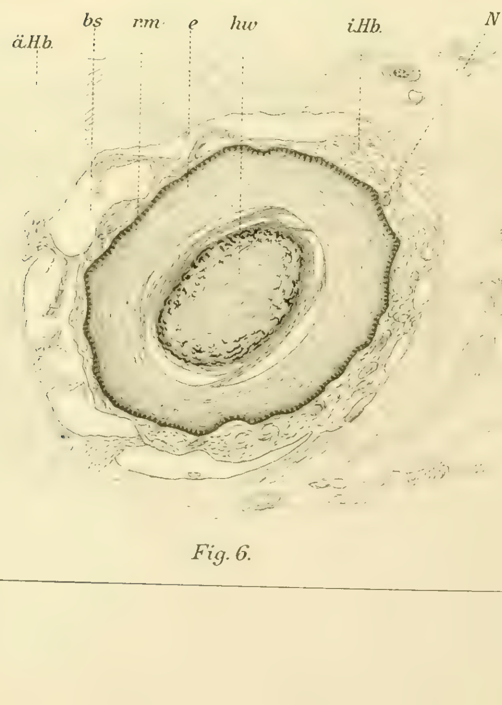


Fig. 6.



Fig

ükenthal gez.

Verlag von Gusta

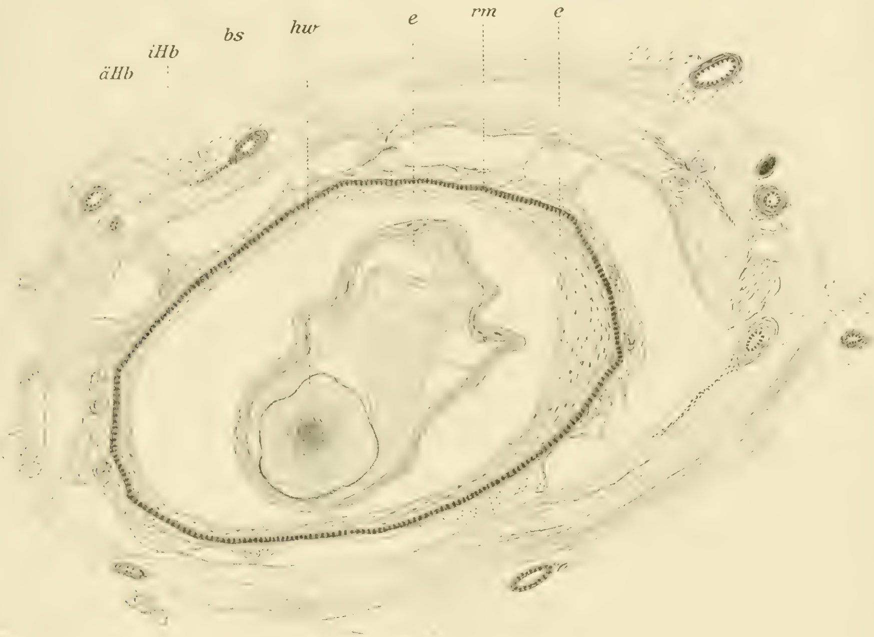


Fig. 7.

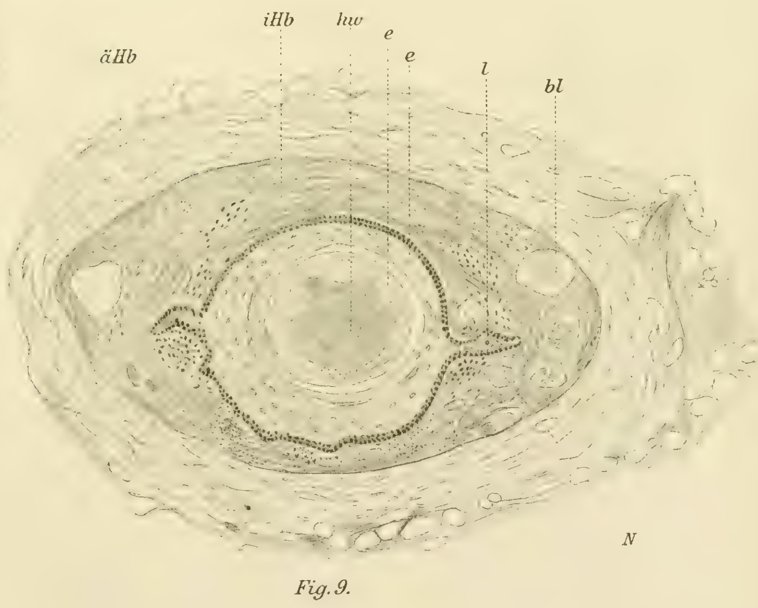


Fig. 9.

…her in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.

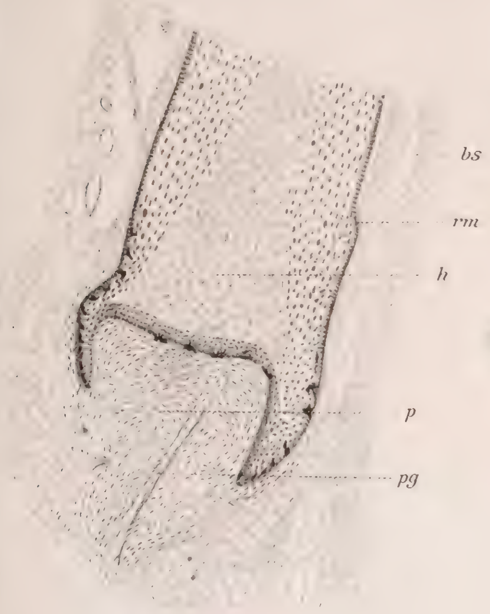


Fig. 8.



Fig. 5.



Fig. 7.

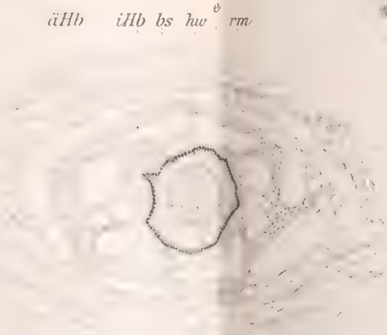
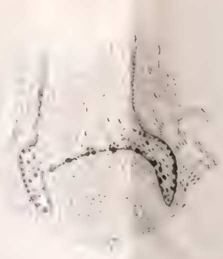


Fig. 10.



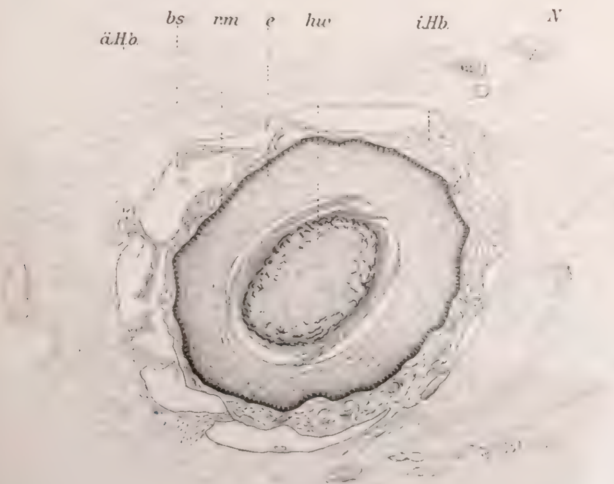


Fig. 6.



Fig. 9.

I. Kukenthal gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena



Loeschmann del.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Fig. 1.



Fig. 2



Loeschmann del.

Verlag von Gustav Fischer



al u. Zimmer phot.

Verlag von Gu



6

J. B. Obernetter, München, rep

…ischer in Jena.



kenthal u. Zimmer phot.

J. B. Obernetter, München, repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



8

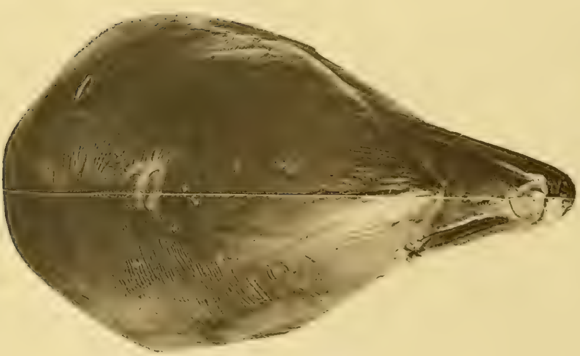




12b



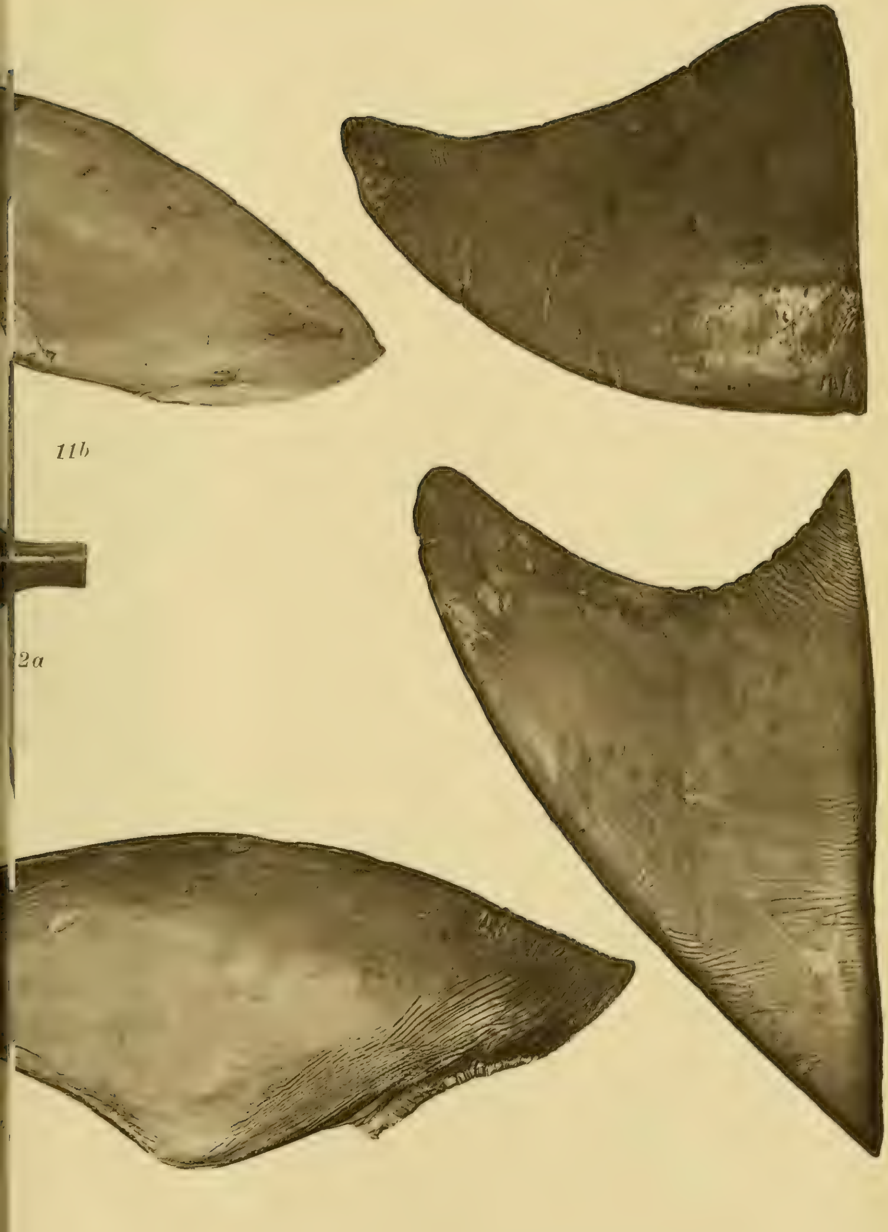




9

Kükenthal u. Zimmer phot

Verlag von Gu



J. B. Obernetter, München, re

Fischer in Jena.



8 9 10a 10b 11a 11b 12a 12b

Kükenthal u. Zimmer phot

J. B. Obernetter, München, re

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Fig. 13.

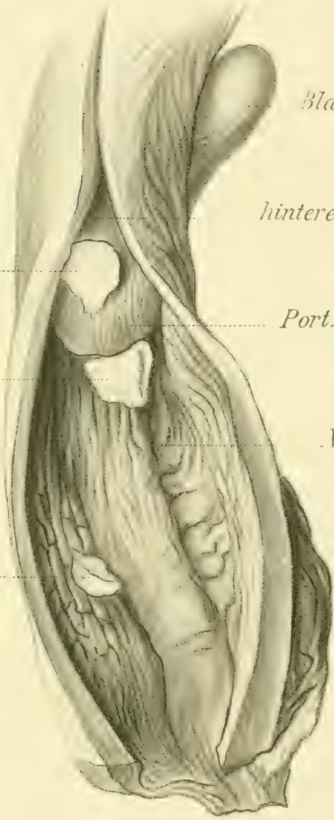

Blase
hinteres Scheidengewölbe
Concrement
Port.vag.ut.
Concr.
Vagina
Concr.

Fig. 14.

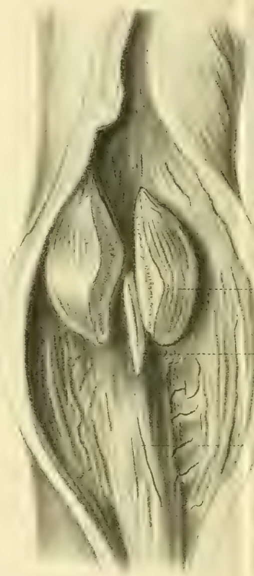


Fig. 15.



Port. vag. ut.

Concr

Vagina

Fig. 16.



Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Fig. 13.

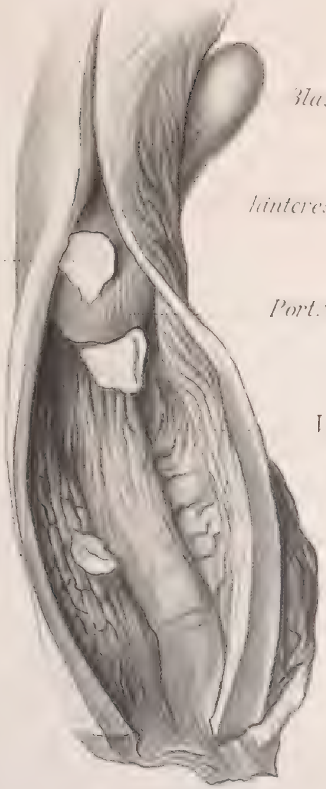


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.



Kükenthal u. Loeschmann del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Fig. 17.



Fig. 19.



Fig. 18.



Kükenthal u. Loeschmann del.

Verlag von G

Fig. 20.

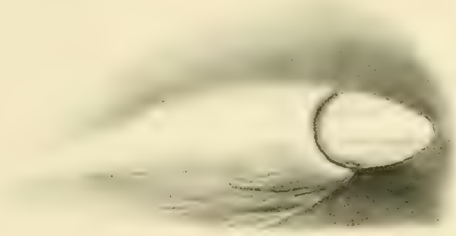


Fig. 21

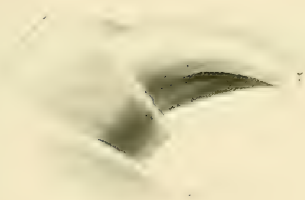
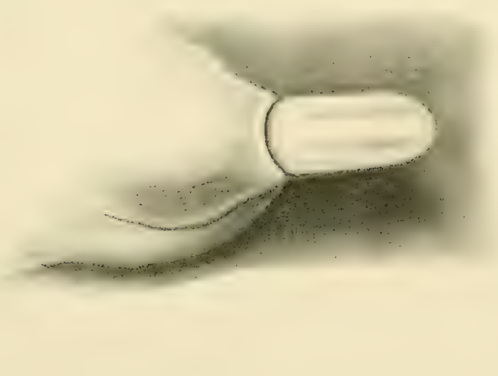


Fig. 22.



Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Fig. 17.

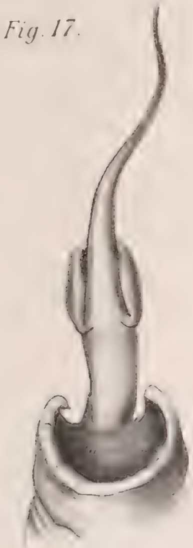


Fig. 19.



Fig. 18.



Fig. 20.



Fig. 21

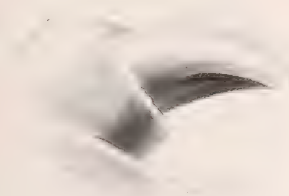
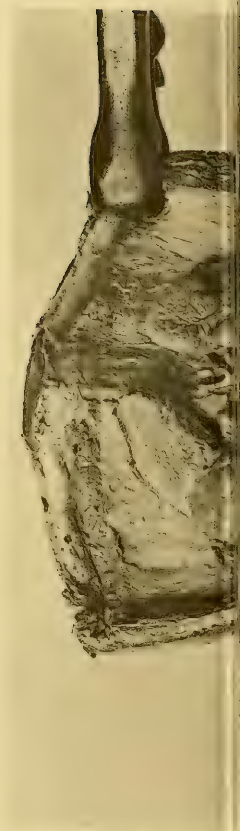


Fig. 22





23

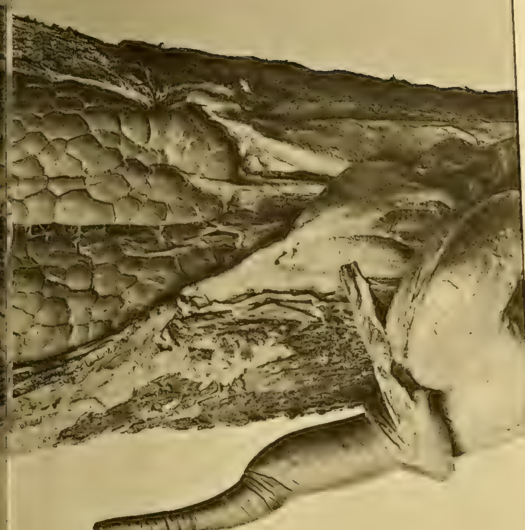




24

ükenthal u. Zimmer phot.

Verlag von Gu



25

ischer in Jena.

een.

ze.

Iark 50 Pf.

de.

ıonderer

sgeschichte

aten.

Gießen.

nge.



23



24



25

Kükenthal u. Zimmer phot.

J. B. Obernetter, München, reprod.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3589